

16 Dr. Th. Arldt: Zur Ausbreitung der Land- und Süßwassermollusken.

Verleger Herrn Stricker noch besonderer Dank für das wissenschaftliche Interesse, trotz der schlechten Zeiten keine Mittel gescheut zu haben, um meine Arbeit mit kostspieligen Lithographien auszustatten.

Tafelerklärung.

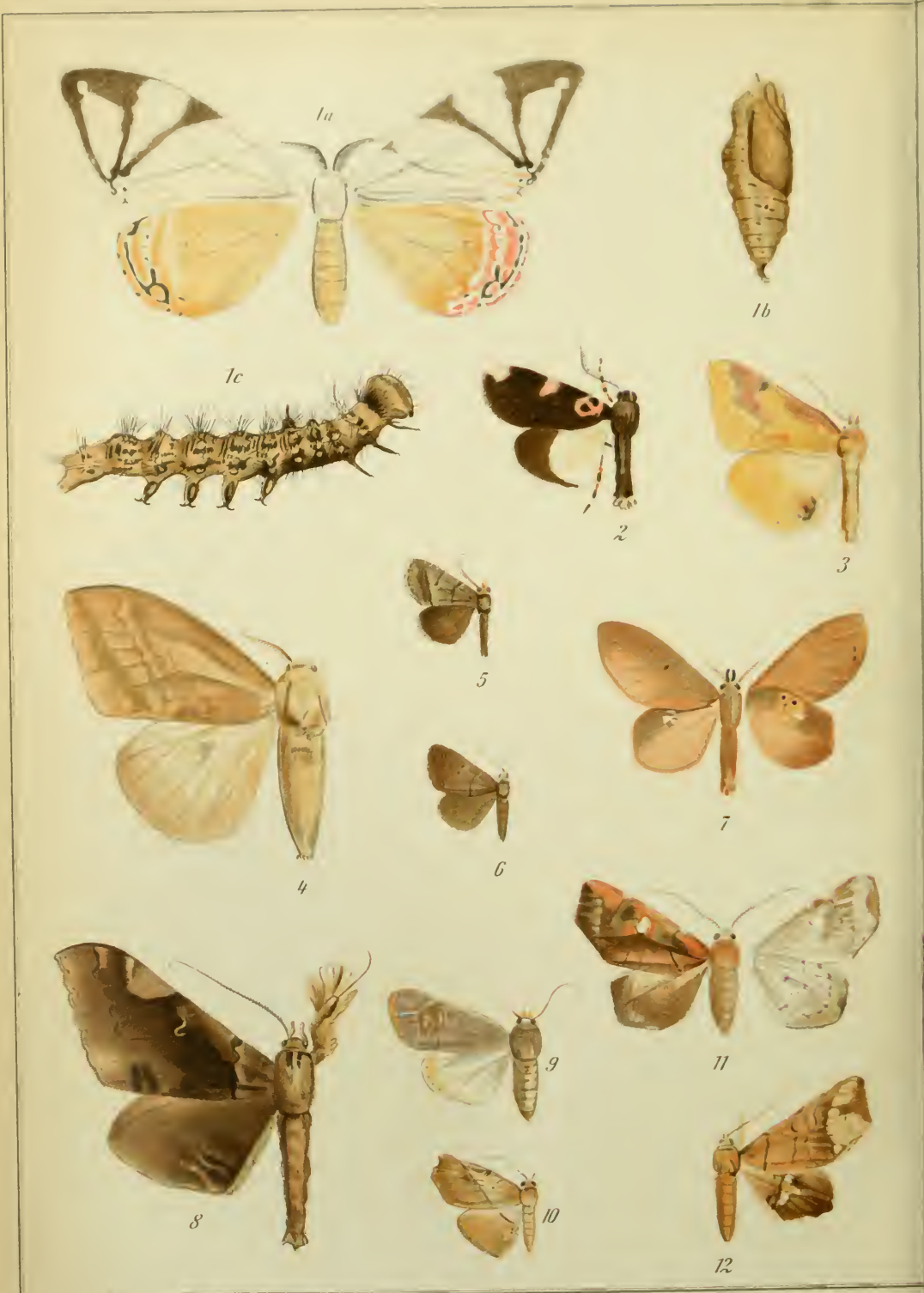
- Fig. 1a, 1b, 1c. *Nyctemera Aino* F. B. ♀; Larve, Chrysalis.
Fig. 2. *Callyna Laurae* F. B. ♂.
Fig. 3. *Lophiophora fulminans* F. B. ♂.
Fig. 4. *Tessmannia Braueri* F. B. ♀.
Fig. 5. *Plecoptera divergens* Strand ♂.
Fig. 6. *Plecoptera Reussi* F. B. ♀.
Fig. 7. *Tauscheria muskovit* F. B. ♂.
Fig. 8. *Sphingomorpha rogator* F. B. ♂.
Fig. 9. *Carea nisulus* F. B. ♀. (Cooktown!)
Fig. 10. *Pleurona odorino* F. B. ♂.
Fig. 11. *Episparis sublibatrix* F. B. ♀.
Fig. 12. *Episparis fenestrifera* F. B. ♀.
Fig. 13. *Trisula pacifica* F. B. ♀.
Fig. 14. *Diestogyna Tessmanni* F. B. ♂.
Fig. 15. *Achaea Strandi* F. B. ♀.
Fig. 16. *Achaea Schützei* F. B. ♀.
Fig. 17. *Cymothoë Stetteni* F. B. ♂.
Fig. 18. *Cymothoë Sultani* F. B. ♀.
Fig. 19. *Cymothoë Siegfriedi* F. B. ♀.

Zur Ausbreitung der Land- und Süßwassermollusken.

Von

Dr. Th. Arldt, Radeberg.

Zu den für die Erschließung der Entwicklungsgeschichte der Festländer wichtigsten Tiergruppen gehören die Mollusken des festen Landes und des Süßwassers. Auf der einen Seite sind sie nur in beschränktem Grade migrationsfähig, besonders was die aktive Ausbreitung anlangt, und gestatten so gute Schlüsse über ehemalige Landzusammenhänge. Auf der anderen Seite sind sie auch geologisch sehr alt und verraten in ihrer gegenwärtigen Verbreitung Zustände in der Gliederung des Erdreliefs, die weit hinter der heutigen Zeit zurückliegen und von denen uns die von den meisten Tiergeographen bevorzugten Säugetiere und Vögel und auch die Schlangen, Eidechsen, Frösche, selbst die höheren Insekten und die Blütenpflanzen keine Kunde geben können, da sie sich erst später voll entwickelt haben. Freilich schließt dieses hohe Alter





auch wieder einen Nachteil in sich, wenn wir nicht darauf ausgehen, die alten Landverbindungen aus der Verbreitung der Mollusken zu erschließen, sondern vielmehr die Geschichte der Mollusken selbst paläogeographisch zu erfassen suchen. Die meisten größeren Gruppen der Mollusken reichen eben geologisch so weit zurück, daß es schwer wird, die einzelnen Phasen ihrer Verzweigung geographisch festzulegen, ja man kann wohl sagen, eine umfassende Biogenie aller kontinentalen Mollusken ist zur Zeit noch unmöglich, auch nach dem Stande unserer systematischen Kenntnisse. Gehen doch die Ansichten über die Systematik dieser Tiere zum Teil noch recht beträchtlich auseinander, und besondere Schwierigkeiten bereitet die Einordnung der zahlreichen fossilen Formen, von denen wir ja leider nur die systematisch weniger wichtige Schale kennen, die leicht zu Trugschlüssen über die systematische Zugehörigkeit der einzelnen Formen verführen kann.

I. PULMONATEN.

Wenn aber auch eine umfassende, einheitliche Biogenie der Binnenmollusken nicht in dem Sinne möglich ist, wie wir sie früher für die Oligochaeten¹⁾ und für verschiedene Arachnidenordnungen²⁾ entwickelt haben, so können wir doch eine solche wenigstens für kleinere Gruppen, besonders für die einzelnen Familien aufstellen, wie das z. B. schon früher für die Familien der Süßwasserkrebse³⁾ versucht wurde. Wir können uns dabei, was zunächst die Pulmonaten anlangt, teilweise auf Ausführungen stützen, die in früheren Arbeiten mehr zerstreut gegeben wurden,⁴⁾ dann aber besonders auf die Arbeiten von Hedley⁵⁾, Heynemann⁶⁾, Kobelt⁷⁾,

¹⁾ Th. Arldt: Die Ausbreitung der terricolen Oligochaeten im Laufe der erdgeschichtlichen Entwicklung des Erdreliefs. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Syst. XXVI, 1908, S. 285–318.

²⁾ Th. Arldt: Die Ausbreitung einiger Arachnidenordnungen (Mygalomorphen, Skorpione, Pedipalpen, Solifugen, Palpigraden). Archiv f. Naturgeschichte LXXIV, 1908, I, S. 389–458.

³⁾ Th. Arldt: Die Ausbreitung einiger Dekapodengruppen. Archiv f. Hydrobiologie u. Planktonkunde V, 1910, S. 257–282.

⁴⁾ Th. Arldt: Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt 1907, S. 59–61, 107–109, 110–112, 134–135, 190–192, 228–229, 288–289, 344–349, 357–360. — Die Simrothsche Pendulationstheorie. Archiv f. Naturgeschichte LXXV, 1909, I, S. 263–272.

⁵⁾ C. Hedley: Observations on the Charopidae. Proc. Linn. Soc. New South Wales, VII, 1892, p. 157–169. — The Range of *Placostylus*, a Study in ancient Geography. Ebend. p. 335–339. — Reference List of the Land and Freshwater Mollusca of New Zealand. Ebend. p. 613–665. — On the Relation of the Fauna and Flora of Australia to those of New Zealand. Natural Science III, 1893, p. 187–191. — Considerations on the surviving Refugees in Austral Lands of ancient Antarctic Life. Proc. Roy. Soc. New South Wales XXIX, 1895, p. 278–286. — A Zoogeographic Scheme for the Mid Pacific. Proc. Linn. Soc. New South Wales XXIV, 1891, p. 391–417. — The Effect of the Bassian Isthmus upon the existing marine Fauna. A Study in ancient Geography. Ebend. IV, 1903, p. 876–883.

⁶⁾ D. F. Heynemann: Die geographische Verbreitung der Nachtschnecken. Abhandl. d. Senckenberg. Naturforsch. Ges. XXX, 1906, S. 1–92.

⁷⁾ W. Kobelt: Die geographische Verteilung der Mollusken. Ab-

Pilsbry⁸⁾, Simroth⁹⁾ und Tryon¹⁰⁾. In der Systematik

handl. Senckenb. Naturf. Ges. 1874–1876. — Die geographische Verbreitung der Mollusken. Jahrb. d. Deutschen Malakozool. Ges. 1878, S. 170–185; 1880, S. 1–30, 241–286. — Die Fauna der atlantischen Inseln. Nachrichtenbl. d. Deutschen Malakozool. Ges. XIX, 1887. — Das Verhältnis der europäischen Landmolluskenfauna zur westindisch-central-amerikanischen. Ebend. S. 145–148. — Zoogeographie und Erdgeschichte. Gaea XXX, 1894, S. 83–93. — Die Molluskenfauna der makaronesischen Inseln. Jahrb. d. Nassauischen Ver. f. Naturkunde. XLIX, 1896. — Die zoogeographische Stellung der Insel St. Helena. Geogr. Zeitschr. II, 1896 S. 199–203. — Land- und Süßwasserconchylien. Abhandl. Senckenb. Naturf.-Ges. XXIX, 1897, S. 17–92. — Studien zur Zoogeographie. I, 1897; II, 1898. — Vorderindien, eine zoogeographische Studie. Bericht, Senckenb. Naturf.-Ges. 1899. — *Cyclophoridae*. Das Tierreich. Lief. XVI. Berlin 1902. — Die geographische Verbreitung der Mollusken in dem paläarktischen Gebiet. Roßmäßlers Ikonographie der Land- und Süßwassermollusken. N. F. XI, 1904, S. 1–128. — Roßmäßlers Ikonographie der europäischen Land- und Süßwassermollusken. N. F. XVII, 1910.

⁸⁾ H. A. Pilsbry: *Helicidae*. III–VI. Manual of Conchology. 2. Ser. Pulmonata. V, 1890; VI, 1891; VII, 1892; VIII, 1893. — Guide to the Study of *Helices*. Ebend. IX, 1895. — American *Bulimi* and *Bulimuli*, *Strophocheilus*, *Plekocheilus*, *Auris*, *Bulimulus*. Ebend. X, 1896. — American *Bulimulidae*: *Bulimulus*, *Neopetraeus*, *Oxychonus* and South American *Drymaeus*. Ebend. XI, 1898. — American *Bulimulidae*: North American and Antillean *Drymaeus*, *Leiostracus*, *Orthalicinae* and *Amphibuliminae*. Ebend. XII, 1899. — Australasian *Bulimulidae*: *Bothriembryon*, *Placostylus*; *Helicidae*; *Amphidromus*. Ebend. XIII, 1900. — Phylogeny of the Genera of *Arionidae*. Proc. Malacol. Soc. London III, 1898, p. 94–104. — On the Zoological Position of *Partula* and *Achatinella*. Proc. Acad. Nat. Science. LII, 1900, p. 561–567. — The Genesis of Mid Pacific Fauna. Ebend. p. 568–581. — Air breathing Mollusks of the Bermudas. Transact. Connecticut Acad. X, 1900, p. 401–509. — Oriental *Bulimoid Helicidae*; *Odontostominae*, *Cerionidae*. Manual of Conchology. 2. Ser. Pulmonata XIV, 1902. — *Urocoptidae*. Ebend. XV, 1903. — *Urocoptidae*. *Achatinidae* I Ebend. XVI, 1904. — African *Achatinidae*. Ebend. XVII, 1905. — *Achatinidae*: *Stenogyrrinae* and *Coeliarinae*. Ebend. XVIII, 1907. — Origin of the Tropical Forms of the Land Molluscan Fauna of Southern Florida. Proc. Acad. Nat. Science. LIV, 1907, p. 193. — *Oleacinidae*. *Ferrusacidae*. Manual of Conchology. 2. Ser. Pulmonata XIX, 1908. — *Caeciloides*, *Glossula* and *Partulidae*. Ebend. XX, 1910. — *Achatinellidae* (*Amastrinae*). Ebend. XXI, 1911. — Notes on the Anatomy and Classification of the Genera *Omphalina* and *Mesomphix*. Proc. Acad. Nat. Science. LXIII, 1911, p. 469–486. — *Achatinellidae*. Manual of Conchology. 2. Ser. Pulmonata XXII, 1914.

⁹⁾ H. Simroth: Die Nacktschnecken der portugiesischen und azorischen Fauna. Nova Acta Leopold. LVI, 1891. — Die Pendulations-theorie 1907. — Neuere Arbeiten über die Verbreitung der Land- und Süßwassergastropoden. Zool. Zentralbl. XVII, 1910, S. 321–366. — The Anatomy of the Neritidae. Proc. Malacol. Soc. IX, 1910, p. 27–33. — Kaukasische und asiatische Limaciden und Raublungenschnecken. Ann. Mus. Zool. Acad. Impér. Sciences. St. Petersburg. XV, 1910, p. 499–560. — Das System der Gastropoden. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1911. — Über einige von Herrn Prof. W. May auf der Kanareninsel Gomera gesammelte Nacktschnecken, ein Beitrag zur Geschichte der Kanaren. Nachrichtenbl. d. Deutsch. Malakozool. Ges. 1912, S. 17–11. — Über die Beziehungen der kaukasisch-asiatischen Nacktschneckenfauna. Verh. VIII. Internat. Zool. Kongr. Graz 1910, 1912, S. 751–761. — Gastropoda. Handwörterbuch d. Naturwiss. IV, 1913, S. 603–608.

¹⁰⁾ G. W. Tryon: *Testacellidae*, *Oleacinidae*, *Streptaxidae*, *Helicovicia*

schließen wir uns dabei im wesentlichen an Simroth¹¹⁾ und Pilsbry¹²⁾ an.

1. Basommatophoren.

Von den beiden Unterordnungen der Pulmonaten sind die Basommatophoren die primitiveren, denen darum ein Alter zukommen dürfte, das mindestens bis ins Silur zurückgeht. Lebten doch nachweislich im Karbon schon Angehörige der höchststehenden Gruppe der Pulmonaten, die Zonitiden. Tatsächlich sind auch aus Obersilurschichten, allerdings zweifelhafte Reste der Siphonariiden beschrieben worden. Auch die anderen Familien sind offenbar schon sehr alt. Sehen wir sie uns etwas im einzelnen an, wobei betreffs der paläogeographischen Verhältnisse in den einzelnen Perioden auf die einleitenden Ausführungen in der oben zitierten Arbeit über die Ausbreitung einiger Arachnidenordnungen verwiesen sei.

An erster Stelle erwähnt Simroth die litoralen Auriculiden, die äußerst primitiv sind. Infolgedessen müssen sie wohl auch mindestens bis zum Silur zurückreichen und waren dann sicher schon früh weit verbreitet. Wo sie fehlen, dürfen wir eher annehmen, daß sie wieder ausgestorben sind, als daß sie niemals vorhanden waren. Einzelne Gattungen sind aber eher zu lokalisieren. So ist *Carychium* entschieden ein nordatlantisches Element. Schon seit dem Malm ist diese Zwergschnecke aus Europa fossil bekannt. Auch ist bemerkenswert, daß sie zwar im Kaukasus noch vorkommt, schon von der Balkanhalbinsel, von Kleinasien, Armenien, Persien, Syrien aber nicht mehr angegeben wird. Das ihr nahestehende *Zospeum* ist eine Lokalf orm von Krain, von wo sie nach Kroatien und besonders nach Görz übergreift. Bei ihm haben wir es wohl mit einer relativ jungen Bildung zu tun, deren Entwicklung wir auf den westlichen Teil der mitteltertiären, alpin-dinarisch-ägäischen Halbinsel Vorderasiens verlegen müssen. Ihre Vorfahren müssen aber schon lange vorher von Europa aus hierher gelangt sein. Eine europäische Gattung ist auch die jetzt mediterrane *Alexia*, die seit dem Miozän fossil bekannt ist. Eine nordatlantische Heimat kommt weiter in Frage bei *Melampus*, der seit dem Eozän fossil bekannt, auch in zahlreichen Arten Westindien erreicht hat, sowie bei den ihm nahe stehenden *Marinula*, *Pedipes* u. a., die ebenfalls seit dem Eozän in Europa bekannt sind. Wann die Ausbreitung erfolgt ist, läßt sich nicht sicher feststellen, doch wahrscheinlich liegt die Zeit schon ziemlich weit zurück. Kommt doch der *Melampus* ebenfalls nahestehende *Ophicardelus* jetzt nur in Australien vor, während er im Untereozän noch in Europa lebte. Die Ausbreitung

Vitrinidae, *Limacidae*, *Arionidae*. Manual of Conchology. 2. Ser. Pulmonata I, 1885. — *Zonitidae*. Ebend. II, 1886. — *Helicidae*. I.—II. Ebend. III, 1887. IV, 1888.

¹¹⁾ H. Simroth: Verh. d. Zool. Ges. 1911. — Handwörterb. d. Naturw. IV, 1913, S. 603—608.

¹²⁾ H. A. Pilsbry: Proc. Acad. Nat. Science Philadelphia LII, 1900, p. 564.

nach Australien kann spätestens im Jura erfolgt sein und infolgedessen werden wir auch wohl die Erreichung von Südamerika mindestens bis in diese Zeit zurückverlegen müssen. Auch die Verbreitung von *Auricula* und *Plectrotrema* spricht dafür, die von Ost- und Südostasien, Australien und Westindien angegeben werden. Ob sie deshalb die ozeanische Landbrücke benutzt haben, erscheint noch nicht gewiß, dem *Plectrotrema* lebte im Miozän noch in Europa und *Auricula* reicht hier sogar bis zum Malm zurück. Wir möchten also eher annehmen, daß auch die Ausbreitung dieser Gattungen vom Norden her erfolgt ist. Dann gehören aber die Auriculiden jedenfalls im ganzen dem Norden an und mögen erst im Mesozoikum die südlichen Festländer erreicht haben.

Eine ganz andere Verbreitung zeigen die marinen Amphiboliden. Ihre einzige Gattung *Amphibola* ist ganz auf die Umgebung Neuseelands beschränkt, und da sie auch fossil nicht im Norden vertreten ist, so dürfen wir ihr unbedenklich eine südliche Heimat zuschreiben. Sie gehört jedenfalls einem uralten Seitenzweige der Basommatophoren an, der sich im australischen Gebiete abzweigt und spezialisiert hatte und der bis auf diese eine Gattung wieder erloschen ist.

Auch die Siphonariiden sind wieder in die Küstengewässer übergegangen, stammen aber offenbar vom Lande. Über ihre paläogeographische Geschichte läßt sich noch gar nichts feststellen. *Siphonaria* ist zwar erst seit dem Eozän bekannt, dagegen kennen wir Verwandte von *Gadinia* schon aus dem Jura und in zweifelhafteren Resten sogar aus dem Obersilur Europas (*Hercynella*). Daß dieser Übergang ins warme Salzwasser schon so früh erfolgt ist, beweist am allermeisten das hohe geologische Alter der Pulmonaten.

Die Chiliniden sind ganz auf Südamerika beschränkt und daher wohl in der westlichen Südatlantik heimisch. Weit verbreitet sind dagegen die Limnaeiden, ersichtlich ein jüngerer Element, das die bisher genannten Familien in vielen Gegenden verdrängt hat. Doch reichen auch sie sicher bis zum Jura zurück, kennen wir *Limnaea* doch fossil aus dem oberen Malm. Die Limnaeiden müssen sich sogar schon im Jura verbreitet haben, da *Limnaea* sowohl wie *Amphipeplea* Neuseeland noch erreichen konnten. Ihre Heimat lag jedenfalls im triadischen Eurasien, von wo sie erst später auf die Nordatlantis übergingen.

Auch den Ancyliciden müssen wir etwa das gleiche Alter zuschreiben, wenn sie auch erst aus der Kreide fossil bekannt sind. Doch hat nach Hedley auch *Ancylus* Neuseeland erreicht. Da dieser aber auch in der neotropischen Region vorkommt, so könnte er auch über das ozeanische Gebiet nach Neuseeland und Australien gelangt sein. Diese Annahme verdient besondere Beachtung, da auch ein zweiter Ancylicide die gleiche Bezeichnung zeigt, *Gundlachia* (*Latia*). Diese Gattung wird von Neuseeland und von Westindien

angegeben. Ihr wird aber auch ein Rest aus dem europäischen Obermiozän zugeschrieben. Diese Gattung war also sicher früher weiter verbreitet als heute.

Auch die *Planorbis* haben Neuseeland erreicht. Außerdem reicht die gleiche weitverbreitete Gattung *Planorbis* sogar bis zum Lias zurück, so daß auch ihre Ausbreitung im wesentlichen bis zum Jura erfolgt sein muß. Weniger allgemein verbreitet sind einige andere hierher gehörige Gattungen. *Isidora* ist rein altweltlich, *Choanomphalus* gehört ganz der Angaris an, wo er auf den Baikalsee beschränkt ist. Ihm steht im westlichen Nordamerika *Pompholyx* nahe.

Auch die Physiden sind schon im oberen Malm fossil vertreten und haben mit *Bulinus* auch Neuseeland erreicht. Doch fehlt hier die Gattung *Physa* selbst, die sich also wahrscheinlich erst später ausgebreitet hat. Wir sehen, daß das paläogeographische Ergebnis bei den Basommatophoren ziemlich dürftig ist. Wir können nur sicher feststellen, daß ihre Familien sehr alt sind und alle mindestens bis zum Jura, wahrscheinlich sogar noch viel weiter zurückreichen, ihre Verbreitungswege entziehen sich aber ganz unserer Kenntnis.

2. Stylommatophoren.

A. Soleoliferen, Ditreten.

Bei den Stylommatophoren liegen fast durchweg die Verhältnisse bedeutend günstiger, doch bereiten auch hier besonders die niedriger organisierten und daher wohl älteren Formen einige Schwierigkeiten. Ein sehr alter Zweig sind die schalenlosen, furchensohligen Soleoliferen, im wesentlichen Pilsbrys Ditreten entsprechend. Wenn ihre primitivste Familie, die der *Rathousiiden*, jetzt auf Südchina beschränkt ist, so ist dies offenbar nur eine Reliktenverbreitung, und wir können nicht ohne weiteres annehmen, daß die Familie nun auch hier heimisch wäre. Viel weiter verbreitet, aber doch auch noch recht lückenhaft sind die *Vaginuliden*. Die *Rathousia* nahe stehende *Atopos* findet sich in Cochinchina, Malakka, auf Padang, Celebes, Mindanao, Neuguinea und in Queensland, hat also selbst als Gattung kein ganz geschlossenes Verbreitungsgebiet. Da sie nur in einer Art auf das australische Festland übergegangen ist, scheint sie von Asien her gekommen zu sein, wo auch die Hauptgattung *Vaginula* in der orientalischen Region großen Formenreichtum aufweist. Während sie aber in Hinterindien und im Archipel sehr artenreich ist und sich auch nach Osten bis Queensland, Neukaledonien, zu den Neuen Hebriden, den Loyalty-Inseln, den Fidschi-Inseln und selbst Tahiti ausbreitet, kennen wir westlich des Bengalischen Meerbusens nur fünf Arten von Ceylon und Südindien, während die Tiere in dem übrigen Vorderindien ganz fehlen. Dann treffen wir wieder auf zahlreiche Arten auf Madagaskar, den Kanaren, Seychellen und Maskarenen, im tropischen und südlichen Afrika, in der ganzen neotropischen Region, von wo einige Arten nach Florida und den

Bermudasinseln vorstoßen. Die Familie muß hiernach als ausgesprochen südlich bezeichnet werden, zumal auch fossile Reste im Norden fehlen. Ihre Heimat bildete der alte, bis zur Trias bestehende Südkontinent, die *Holonotis*, abgesehen vielleicht von deren australischem Anteile, also besonders die Südatlantis und die Lemuris. In Vorderindien ist sie möglicherweise später ausgestorben, wie wir das z. B. auch von vielen Säugetieren und anderen Organismen wissen, die jetzt auf Afrika und die östliche orientalische Region beschränkt sind. Man könnte ja auch an eine Einwanderung von Südamerika über Ozeanien und Papuasien in Indien denken (in der Kreide), doch machen die Beziehungen der Gattungen diese umständlichere Annahme nicht nötig. Auch erscheinen Kreide und Tertiär als zu junge Formationen, als daß erst in ihnen die Vaginuliden den gewaltigen Formenreichtum in der orientalischen Region hätten ausbilden sollen. Die *Oncidiiden* endlich scheinen speziell im östlichen Teile der *Holonotis*, in der *Gondwanis* heimisch gewesen zu sein und von hier über die Antarktis oder Ozeanis Südamerika erreicht zu haben.

B. Lissopoden, Vasopulmonaten.

a) Orthurethren.

Unter den glattsohligen Lissopoden, den Vasopulmonaten Pilsbrys, faßt letzterer die primitiveren, hauptsächlich im polynesischen Gebiete vorherrschenden Familien als Orthurethren zusammen. Sie sind demnach wahrscheinlich alle sehr alt und es läßt sich schwer bestimmen, ob ihre Familien sich im Süden entwickelt oder nur hierhin zurückgezogen haben. Sie sind aber auch hier zum Teil wieder ausgestorben, so auf dem festländischen Australien, dem die Orthurethren ganz fehlen¹³⁾. Alte Bewohner des Ozeanis sind zunächst die Partuliden¹⁴⁾ mit der einzigen Gattung *Partula*. Sie sind heute ganz insular und auf die hohen Inseln des südlichen und westlichen Pazifik beschränkt, wo man sie von Neuguinea, den Palau-Inseln und den Marianen bis zu den Neuen Hebriden, den Fidschi-, Tonga-, Samoa-, Austral-, Tahiti- und Marquesas-Inseln kennt, während sie auf Hawaii, wie auch auf Neuseeland fehlen. Die von anderen Orten beschriebenen Partuliden sind nach Pilsbry falsch bestimmt, auch fehlen alle fossilen Formen, so daß absolut nichts dafür spricht, daß diese Familie früher auch im Norden heimisch gewesen wäre. Sie steht ja auch sonst ziemlich isoliert da, und wir können kaum anders annehmen, als daß sie auf dem ozeanischen Festlande heimisch war, das nach unserer Ansicht in der Kreidezeit Melanesien mit Südamerika verband und an dessen Stelle auch in früheren Zeiten schon ausgedehnte Landgebiete gelegen haben müssen. Die Untergattungen

¹³⁾ H. A. Pilsbry: Proc. Acad. Nat. Science Philadelphia. LII, 1900, p. 573.

¹⁴⁾ H. A. Pilsbry: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata XX, 1910, p. VII, 155—320.

von *Partula* zeigen eine bemerkenswerte geographische Scheidung. Auf den Marianen findet sich *Marianella*, auf den Carolinen *Carolinella*, auf den Palau-Inseln *Palaopartula*, auf Fidschi *Thakombana*, auf Samoa *Samoana*, auf Tahiti *Leptopartula*, auf den Marquesas *Marquesana*. Diese Untergattungen sind wohl sämtlich als junge Bildungen anzusehen, da sie so eng auf je eine Inselgruppe beschränkt sind. Ihre Bildung könnte im älteren Tertiär erfolgt sein, als die Ozeanis sich in größere Inseln auflöste, als deren letzte Reste wir die heutigen Inselgruppen ansehen möchten. Neben diesen streng lokalen Untergattungen gibt es aber noch zwei weiter verbreitete *Partula* s. str., lebt auf Tonga, Samoa, den Cook- und Tubuai-Inseln und Tahiti. Dies ist gerade das Gebiet, in dem wir nach den heutigen Tiefenverhältnissen am ehesten die letzte Landbrücke suchen müssen. Wir glauben daher, daß diese Untergattung mindestens bis an den Beginn der Tertiärzeit oder auch in die obere Kreide zurückreichen muß, während deren die Landbrücke noch vorhanden war, während die obengenannten Gruppen sich erst nach ihrer Auflösung herausbilden konnten. *Melanesica* endlich wird von Neuguinea, Talauer, Woodlark, den Louisiade- und Trobriand-Inseln, den Admiralitätsinseln, Neupommern, Neu-mecklenburg, den Salomonen, Sta. Cruz-Inseln, den Neuen Hebriden, Rotumah und Samoa angegeben, entspricht also in seiner Ausbreitung ganz dem westlichen Teile unserer ozeanischen Landbrücke, wie *Partula* s. str. deren Mittelteil. Auch *Melanesica* muß daher bis vor die Tertiärzeit zurückreichen. Die Partuliden selbst sind natürlich entschieden älter, doch können wir leider ihre Geschichte nicht weiter zurückverfolgen und nur mit einiger Wahrscheinlichkeit auch für die frühere Zeit die Ozeanis als ihre Heimat bezeichnen.

Altozeanisch sind auch die Tornatelliden oder Heliciteriden, die ebenfalls hauptsächlich auf die polynesischen Unterregion beschränkt sind. Die eingehende Bearbeitung dieser Familie durch Pilsbry ist leider noch nicht erschienen. Die Verbreitung von *Tornatellina* nicht bloß über die Karolinen, Samoa, Tonga, die Cook-Inseln, Tahiti und die Marquesas, sondern auch über Hawaii¹⁵⁾ und die Nordinsel von Neuseeland¹⁶⁾, zeigt aber, daß diese Gattung eher noch älter ist als *Partula* und daß sie auf der Ozeanis noch weiter verbreitet gewesen sein muß als diese.

Gehörten die beiden genannten Familien mehr dem Westen und dem Zentrum der Ozeanis an, so können wir in den Amastriden¹⁷⁾ eher die Bewohner des östlichen Teiles der Ozeanis sehen, leben sie doch heute außer auf den Hawaii-Inseln auch auf Juan Fernandez, wo von *Fernandezia* nicht weniger als zehn Arten bekannt sind. Dies verdient ganz besonderes Interesse, beweist

¹⁵⁾ H. A. Pilsbry: Proc. Acad. Nat. Sciences Phil. 1900, p. 576.

¹⁶⁾ C. Hedley: Proc. Linn. Soc. New South Wales VII, 1892, p. 660.

¹⁷⁾ H. A. Pilsbry: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata XXI, 1911.

es doch ganz entschieden, daß eine Landverbindung zwischen Hawaii und Südamerika bestanden haben muß, ist doch das trennende Meer viel zu breit, als daß es von den Schnecken hätte transmarin überschritten werden können. Noch ungereimter wäre es natürlich, die Amastriden von Europa herleiten zu wollen, von wo sie auf getrennten Wegen über Ostindien bez. Westindien in ihre jetzigen benachbarten Wohngebiete gelangt wären. Dagegen spricht ja auch der Umstand, daß die Spaltung der Familie in Gattungen sich ganz entschieden an die insulare Entwicklung von Hawaii anschließt, daß sie also erst seit dem Beginne des Tertiärs erfolgt sein kann. Pilsbry hat mit gutem Erfolge versucht, gerade aus der Verbreitung der einzelnen Untergruppen dieser Familie die einzelnen Phasen der Geschichte von Hawaii abzuleiten.¹³⁾ Nach dem Mesozoikum, in dem Hawaii nach unserer Ansicht in der Mitte der Kreidezeit eine Halbinsel von Amerika bildete, die aber auch mit der Ozeanis in Verbindung stand, vielleicht im Eozän, bildeten die Hawaii-Inseln nach Pilsbry eine große Insel, die von Nord-Hawaii bis weit über Kauai hinaus eine große Insel, die von den primitivsten Amastriden, *Leptachatina*, *Amastrella* und *Cyclamastra* bewohnt wurde, die hier jedenfalls schon sehr früh sich entwickelt hatten und auch jetzt noch weitausgedehnte Gebiete bewohnen. Es erfolgten dann vulkanische Eruptionen und im Anschlusse daran Senkungen, die zunächst Kauai abtrennten. Dann wurde Nordhawaii isoliert, dagegen bildeten Oahu, Molokai, Lanai und Maui eine große Insel. Nun trennte sich von dieser Oahu ab, wahrscheinlich in zwei Inseln gespalten, Waianae und Koolau, die erst spät, im Pliozän oder Quartär wieder miteinander verbunden wurden. Die andern drei Inseln bildeten auch weiterhin eine größere Insel und trennten sich erst im Pliozän oder Quartär.

Was nun die Verbreitung der einzelnen Stämme der Familie anlangt, so bewohnt *Leptachatina* mit der gleichnamigen Untergattung alle Inseln, muß also schon vor deren Trennung vorhanden gewesen sein. Von den anderen Untergattungen sind noch *Ilikala* und *Thaanumia* Kauai mit den östlicheren Inseln gemeinsam. Die zweite fehlt nur auf Lanai, die erste ist nur auf Oahu heimisch. Beide Gruppen müssen also schon vor der Abtrennung von Kauai bestanden haben, die wir vielleicht ins Oligozän ansetzen könnten. Jünger sind offenbar die andern beiden Untergattungen. *Labiella* ist zumeist auf Oahu heimisch, besitzt aber auch eine Art auf Maui, muß also älter sein, als die Abtrennung von Oahu (Miozän?). Noch etwas jünger dürfte die auf Oahu beschränkte *Panahia* sein. Die zweite Hauptgattung *Amastra* ist mit zwei primitiven Gruppen über den größten Teil der Inseln verbreitet. *Cyclamastra* fehlt nur auf Lanai und Hawaii, also im äußersten Osten des Gebietes. Aus ihr ist nach der Abtrennung von Kauai zunächst die Gattung *Pterodiscus* hervorgegangen, die hauptsächlich auf Oahu heimisch,

¹³⁾ Ebend. p. XVII—XXII.

aber doch auch in einer Art auf Lanai zu finden ist. Erst nach der Abtrennung Oahus entwickelte sich aus ihr auf Waianae die Gattung *Planamastra*, wo auch *Armsia* aus *Cyclamastra* hervorging. Die zweite primitive Gruppe von *Amastra*, *Amastrella*, ist von Kauai, Oahu, Molokai und Hawaii bekannt, muß also ursprünglich über das ganze Gebiet verbreitet gewesen sein. Nach der Abtrennung von Kauai entwickelten sich aus ihr auf diesem die Gruppen *Armiella* und *Kauaia*, sowie die Gattung *Carelia*, letztere mit der einzigen von der Insel Niihau bekannten Art der ganzen Familie. Gleichzeitig entwickelte sich auf der östlichen Insel die Gruppe *Heteramastra*, die noch heute auf allen Inseln mit Ausnahme von Kauai und Oahu heimisch ist. Nach der Abtrennung von Hawaii erfolgte die Entwicklung der Gattung *Laminella* (Oahu, Molokai, Maui, Lanai). Nach der Abtrennung von Oahu entwickelten sich auf Oahu in Waianae *Paramastra*, in Koolau *Metamastra*, auf den andern drei Inseln *Amastra* s. str. Die Pilsbrysche Annahme erklärt also die Verbreitung der Amastriden bis in die Einzelheiten und ist befriedigender als die Hyatts¹⁹⁾, nach der sich die Amastriden in einzelnen Wellen zumeist vom Kauai her nach Hawaii ausgebreitet hätten, ebenso wie die Familie der Achatinelliden²⁰⁾.

Auch die Achatinelliden²¹⁾ gehören ausschließlich der ozeanischen Fauna an und zwar ganz ausschließlich dem hawaiischen Gebiete, wo sie sogar Kauai vollkommen fehlen. Sie sind sicher mit den Amastriden aus einem Stamme entsprossen, haben sich aber nach Pilsbry von ihnen vielleicht am Anfange des Tertiär getrennt, doch könnte die Abzweigung wohl auch noch früher erfolgt sein. Die älteste Gattung ist offenbar *Partulina*, die allein auch auf Hawaii vorkommt, mit der Untergattung *Baldwinia*, die nur auf Molokai und Lanai fehlt, eine Verbreitungslücke, die unbedingt früher einmal ausgefüllt gewesen sein muß. Etwas jünger ist die von Oahu bis Maui reichende *Partulina* s. str. Nach der Abtrennung von Oahu entwickelten sich auf den drei mittleren Inseln die Untergattungen *Eburnella* und *Perdicella*, sowie die Gattung *Newcombia*, die beiden letzteren auf Lanai fehlend, was vielleicht darauf hindeuten könnte, daß diese Insel sich etwas früher abgetrennt hat, was dann auch wieder erklären würde, daß sich auf Lanai Formen erhalten haben, die auf Maui und Molokai wieder verschwunden sind wie die Amastride *Pterodiscus*. Auf dem isolierten Oahu entwickelte sich dagegen die Gattung *Achatinella*, zunächst *Achatinella* s. str. und *Achatinellastrum* und dann aus letzterem *Bulinella*. Die ersten beiden könnten auf Waianae entstanden sein, doch sind sie in so vielen Arten über die ganze Insel verbreitet, daß sich das nicht mehr feststellen läßt.

Weit verbreitet sind heute noch die Pupilliden oder Pupiden, die bereits im Karbon Nordamerikas zwei fossile Vertreter *Pupa*

¹⁹⁾ Ebend. p. 361—368.

²⁰⁾ Ebend. XXII, 1914, p. 370—399.

²¹⁾ Ebend. p. IX—XIX, XLI—XLVI.

(*Dendropupa*) *vetusta* und *P. (Leucochilus) vermillionensis* aufzuweisen haben. Sonst gehören ihre fossilen Reste in der Hauptsache dem Tertiär an. In welcher Weise sich diese kosmopolitische Familie ausgebreitet hat, läßt sich noch kaum feststellen. Bei ihrem hohen Alter können wir ja wohl annehmen, daß sie ihre weltweite Verbreitung schon im Paläozoikum oder doch im Frühmesozoikum gewonnen hat. Bemerkenswert ist aber, daß die Pupiden auf Neuseeland fehlen, während sie in seiner Umgebung nicht selten sind, *Pupa* nämlich auf den polynesischen Inseln bis zu den Marquesas und Hawaii vorkommt.²²⁾ Auch die einzelnen Gattungen und Untergattungen sind zumeist weit verbreitet, doch zeigen einige auch lokalere Verbreitung. So finden wir *Sandahlia* in den Pyrenäen, *Odontocyclus* in Illyrien, *Leucochilus* in Kaukasien, *Coryna* von den Seealpen bis Siebenbürgen, *Pagodina* von den Alpen bis Griechenland, *Torquilla* in Westeuropa, *Granopupa* von Portugal bis Persien, *Modicella* im ganzen Mittelmeergebiet, *Lauria* von den Kanarischen Inseln bis zum Kaukasus²³⁾, ohne daß aber damit ausgeschlossen ist, daß diese Gattungen früher weiter verbreitet waren. So ist der kaukasisch-iranische *Leucochilus* auch aus dem Miozän Europas bekannt und man hat sogar die eine nordamerikanische Karbonart zu ihm gestellt, was allerdings nur mit ziemlicher Vorsicht aufzunehmen ist, da wir doch über den Bau dieser alten Tiere nur recht fragmentarisch unterrichtet sind. Daß die Familie in Australien und auf Neuseeland fehlt, läßt vielleicht eine nordische Heimat der Familie wahrscheinlich sein, aus der dann die Pupiden erst nach den erstgenannten vier Familien Ozeanien erreicht haben, doch ist das alles, wie schon erwähnt, eine kaum zu beweisende Annahme.

Die Valloniiden gingen nach ihrer Verbreitung von der Nordatlantis aus, da sie ganz auf das nearktische und paläarktische Gebiet beschränkt sind. Die Eniden (Buliminiden) eher von der Angaris, denn sie gehören der paläarktischen, orientalischen und äthiopischen Region an. Noch heute gehören ihre meisten Formen dem Oriente an, so bewohnt *Petracus* die Länder von Kleinasien und Palästina ostwärts, *Zebrinus* und *Chondrus* besonders Kleinasien und die Balkanhalbinsel, sowie Südrußland, *Brephulus* Taurien und Westkleinasien, *Subzebrinus* Zentralasien, *Rhabdoena* Südgriechenland, *Mastus* Kleinasien und Kypern, *Medca* und *Retowskia* den Kaukasus, *Petracocerastus* Südarabien; *Cerastus* Abessinien, *Amphiscopopus* Bithynien²⁴⁾. Allerdings fehlen auch nicht ganz westliche Formen wie besonders *Mauronapaeus* auf den Kanarischen Inseln, aber das sind doch nur wenige Ausnahmen, die nicht gegen unsere Annahme sprechen, sondern sich auch durch jüngere Einwanderung erklären lassen. Westlich des Adriatischen Meeres führt Kobelt von Buliminiden an *Zebrinus*, *Chondrus*, *Napaeus*

²²⁾ H. A. Pilsbry: Proc. Acad. Nat. Sci. 1900, p. 576.

²³⁾ W. Kobelt: Iconographie XI, 1904, S. 107–108.

²⁴⁾ W. Kobelt: Iconographie XI, 1904, S. 102–105.

(*Ena*) und *Mastus*. Alle Gattungen sind aber im Osten viel formenreicher. So hat *Zebrinus* im Westen überall nur eine Art, dagegen im Kaukasus 3, in Ostgriechenland 5, in Kleinasien 8, auf der Krim 9 Arten. *Chondrus* ist in den Pyrenäen mit 3 Arten vertreten, in Dalmatien und Ostgriechenland mit 8, auf Kypern mit 9, in Kleinasien mit 11, im Kaukasus mit 20. *Napaeus* wird von den Atlasländern mit 6 Arten angegeben, sonst im ganzen Westen nur mit 2. Ebenfalls 6 Arten kommen aber auch im Kaukasus vor, so daß hier die eigentliche Heimat einigermaßen zweifelhaft ist. *Mastus* endlich hat im Westen nur eine Art, in Kleinasien 4. Die Eniden sind hiernach ganz entschieden östlich, angarisch und erst später und nur vereinzelt nach Europa und wohl auch erst spät nach Afrika gelangt.

Für nordischen Ursprungs möchten wir auch die *Ferrusaciden*²⁵⁾ ansehen und zwar kommt als engere Heimat die Paläarktis in Frage. Jedenfalls liegt sie zwischen der der Valloniiden und der Eniden. Sie gehören ganz vorwiegend der paläarktischen Region an und dringen, abgesehen von *Caecilioides* nur wenig in andere Gebiete ein. Sehen wir nun uns die Gattungen im einzelnen an. Die Hauptgattung *Ferrusacia* bewohnt das mediterrane Europa, Nordafrika und die makaronesischen Inseln. Ihre Heimat bildet offenbar die lusitanische Halbinsel, die sich lange Zeit von der Nordatlantis in der Richtung Irland-Bretagne-Iberische Halbinsel südwärts erstreckte und von der bis fast zum Ende der Tertiärzeit eine Wanderung nach dem Atlasgebiete und den Atlantischen Inseln möglich war. Seit der Tertiärzeit hat sich die Gattung in mehrere auch geographisch getrennte Gruppen geschieden. *Ferrusacia* s. str. bewohnt das europäische Mediterrangebiet und hat sich in ihm auch weiter ostwärts verbreitet, den Ebenen folgend. Da es sich immer um die gleiche Art *F. follicula* handelt, so erkennen wir, daß deren Ausbreitung sehr jung sein muß. In Nordafrika tritt an ihre Stelle *Pegea*. Formenreich ist besonders Madeira mit den Gruppen *Amphorella*, *Fusillus*, *Hypselia*, *Pyrgella* und *Cylichnidia*. Im mediterranen Gebiete schließen sich einige weitere Gattungen an *Ferrusacia* an. *Cryptazeca* lebt in den Pyrenäen, also auch noch im Gebiete der alten Lusitanis, dagegen ist *Calaxis* von Syrien, Palästina und Unterägypten ein östlicherer Zweig, der über das thrakisch-phrygische Gebiet hierher gelangt sein dürfte. Noch weiter nach Südosten hin schließt sich *Digoniaxis* an, von dem eine Art, *D. bouguignati*, bei Aden lebt, die zweite, *D. cingalensis*, auf Ceylon. Der Weg der Ausbreitung ist hier klar. Er ging über die Aegäis, Arabien und Iran. Zweifelhaft ist aber hier wie so oft bei den Mollusken die Zeit. Wenn es sich um Landwirbeltiere handelte, würde man *Digoniaxis* unbedenklich als jungtertiären Einwanderer ansehen. Da aber die Pulmonaten nachgewiesener-

²⁵⁾ H. A. Pilsbry: *Manual of Conchology*. 2. ser. Pulmonata XIX, 1908, p. 211—339; XX, 1910, p. 1—154.

maßen schon sehr früh spezialisiert waren, so ist diese Annahme für unsere Schnecke wenig wahrscheinlich. Dann muß aber die Ausbreitung spätestens im unteren Jura erfolgt sein. Dagegen könnte die Ausbreitung von *Calaxis* auch noch bis zum Tertiär geschehen sein. Doch ist es auch hier wahrscheinlicher, daß sich die Gattung auf der arabischen Halbinsel der Südatlantis entwickelte, wohin sie im Jura von Europa aus gelangt war. Nördlich von allen genannten Gattungen hat sich wohl *Azeca* entwickelt, die, im westlichen Mediterrangebiere seltener vertreten, im Pyrenäen- und alpinen Gebiete und auch in Mitteleuropa vorkommt, besonders in ihrer typischen Untergattung, während *Hypnophila* mediterran (z. B. Sizilien, Dalmatien, Korfu, Zante), *Gomphron* speziell pyrenäisch ist. Wir suchen ihre Heimat am ehesten auf den großen mesozoischen Inseln Mitteleuropas, die man als Herzynis, Arvernus usw. bezeichnen kann. Noch weiter im Norden, in der Skandis, dem eigentlichen Kernlande des alten europäischen Festlandes, müssen wir dann die Heimat von *Cochliocopa* suchen, die in Europa seit dem Eozän fossil vertreten ist und sich über die ganze holarktische Region ausgebreitet hat. Auch diese Entwicklung dürfte bis ins Mesozoikum zurückreichen, wofür auch Pilsbry eingetreten ist. *Hohenwartiana* ist wieder mediterran (z. B. Andalusien, Balearen, Sizilien, Italien, Dalmatien, Kreta, Nordkleinasien, Palästina), also wohl wieder weiter südlich heimisch, etwa zwischen *Calaxis* und *Cryptazteca*, wahrscheinlich in der Gegend von Sizilien, wo noch heute die meisten Arten sitzen, etwa in der alten Calabris, ebenso wie *Hypnophila*. Viel weiter verbreitet als alle die genannten Gattungen hat sich *Coilostele*, die von Ostmexiko, Südspanien, Ägypten, Abessinien, Syrien, Aden und Indien bekannt ist. Außerdem kennt man Eozänarten von Europa. Pilsbry glaubt, daß auch sie sich in Europa entwickelt habe und das ist recht wohl möglich. Die Hauptausbreitung scheint aber doch dem Nordrande der Südatlantis gefolgt zu sein. Wir nehmen also an, daß sich auch diese Gattung schon im Mesozoikum, etwa in Vorderasien, vielleicht in Arabien, entwickelte, von wo sich ein Zweig nach Mitteleuropa ausbreitete, um hier später auszusterben. Der Hauptzweig breitete sich im Norden der Südatlantis aus, gelangte von hier aus auch nach Südspanien und Mexiko. Noch viel weiter reicht die Verbreitung von *Caecilioides*, die in fast allen Regionen vorkommt. Ihre Heimat läßt sich demnach schwer bestimmen, doch läßt der Vergleich mit den anderen Gliedern der Familie es wahrscheinlich sein, daß auch diese Gattung von der Paläarktis ausging. Von den Untergattungen sind *Terebrella* und *Rhaphidiella* noch heute südportugiesisch. *Caecilioides* s. str. reicht von Europa über das Mittelmeergebiet bis tief nach Afrika. *Geostilbia* ist dann in der neotropischen, aethiopischen, madagaskischen, orientalischen und australischen Region zu finden. Hier müssen wir wohl an die alte Holonotis denken. Im Jura mag die Gattung sich in der Südatlantis südlich und südwestlich von *Calaxis* und *Digonaxis* ent-

wickelt haben und konnte sich dann auch leicht über die Lemuris und nach Australien ausbreiten. Einen Seitenzweig mag *Caecilianopsis* von Südamerika repräsentieren. Endlich ist noch die äthiopisch-indische Gattung *Glessula* zu erwähnen, die wir ebenfalls als in der nordöstlichen Südatlantis der Jurazeit heimisch ansehen möchten.

b) Heterurethren.

Aus den Orthurethren gingen nach Pilsbry die Heterurethren mit den Succineiden hervor. Sie sind heute, wenn auch nur verhältnismäßig formenarm, fast über die ganze Erde verbreitet und müssen auch im Paläogen schon sehr weit verbreitet gewesen sein. Neuseeland haben sie ja nicht erreicht, wohl aber alle polynesischen Inseln bis zu den Marquesas und Hawaii. Sie können also kaum nach dem Jura nach Australien, gelangt sein. Daß sie mindestens bis in diese Periode zurückreichen, dafür sprechen auch andere Beziehungen. So lebt von *Hyalimax* die typische Untergattung auf den Maskarenen, die Untergattung *Jarava* in Pegu, auf den Andamanen und Nikobaren²⁶⁾, *Hyalimax* ist also ein typischer Bewohner der alten Lemuris, den auf der westlichen Südatlantis *Neohyalimax* von Brasilien²⁶⁾ ersetzt. Ob die Succineiden noch wesentlich älter waren, entzieht sich unserer Kenntnis. Unbedingt nötig ist es nicht, da die Heterurethren nach Pilsbry einen durchaus selbständigen Zweig der Pulmonaten darstellen, der nichts mit den folgenden Formen zu tun hat.

c) Sigmurethren.

a. Aulacopoden.

Die Hauptmasse der Stylommatophoren bilden Pilsbrys Sigmurethren, unter denen sich mehrere Untergruppen unterscheiden lassen. Eine erste Hauptgruppe bilden die Aulacopoden. Unter diesen sind die Limaciden entschieden eine europäische Familie, die erst im Pliozän sich weiter ausgebreitet hat. Sie erreichte Ostafrika bis Abessinien und über Nordasien das westliche Nordamerika während die aus anderen Ländern angegebenen Abarten von *Agriolimax agrestis* und *A. laevis* wohl auf Einschleppung beruhen. Sollten die drei von Hawaii angegebenen Arten *A. benvenoti*, *A. globosus* und *A. perkinsi* wirklich dort einheimisch sein, so müßte die Einwanderung nach Kalifornien schon im Zenoman erfolgt und von hier aus Hawaii besiedelt worden sein. Die meisten Gattungen der Familie sind heute noch paläarktisch. *Limax* bewohnt Europa und das Mittelmeergebiet und hat auch Island und Madeira erreicht. Wenn von *L. marginatus* eine Abart *natalianus* von Südafrika angegeben wird, so wird man bei einem derart vereinzelt Vorkommen nur an eine Verschleppung denken können. Räumlich ganz beschränkt sind die kaukasischen Gattungen *Lytopenella*, *Meso-*

²⁶⁾ D. F. Heynemann: Abh. Senckenb. Naturf.-Ges. XXX, 1906, p. 40, 59.

limax, *Metalimax* und *Paralimax*. *Lytopella* greift auch nach Turkestan ostwärts, *Mesolimax* nach Kleinasien westwärts. *Agriolimax* zeigt die weiteste Verbreitung, indem von seinen 57 Arten nicht weniger als 15 auf Abessinien fallen, eine (*A. hemphilli*) auf Kalifornien. Diese Gattung hat offenbar gegenwärtig die größte Migrationsfähigkeit, wie auch die zahlreichen Abarten in Nordamerika, Mexiko, Mittelamerika, Brasilien, Argentinien, Australien, Neukaledonien, Rarotonga und Hawaii u. a. beweisen, die wir z. B. von *A. laevis* kennen.

Die Ostracolethiden Hinterindiens und die Parmario-niden der Malaiis sind wohl in der Angaris, dem mesozoischen Asien, aus verwandter Wurzel entsprossen. Die letzteren finden sich vorwiegend auf Borneo (*Parmarion*, *Microparmarion*, *Wiegmannia*), doch gehört hierher auch *Mariaëlla* von der Malabarküste, ein Beweis, daß es sich nicht etwa um eine Neubildung der Fauna in der tertiären Malaiis handelt. Als vierte Familie mögen sich die Janelliden anschließen, die aus spätestens im Jura nach Australien gelangten Formen sich entwickelt haben. Von ihren Gattungen reicht *Aneitea* von Nordostaustralien über Neukaledonien und die Loyalty-Inseln bis zu den Neuen Hebriden, *Ancitella* schließt sich nördlich davon auf den Admiralitätsinseln und auf Neupommern an, *Janella* (*Athoracophorus*) aber gehört Neuseeland an und bewohnt auch die Chatham- und die Aucklandinseln. Diese ganze Verbreitung weist auf Zeiten ganz anderer Landverbindungen hin, als die heutigen sind und beweist, daß auch die Gattungen dieser Familie mindestens bis an den Beginn der Tertiärzeit zurückreichen müssen.

Auch die Vitriniden²⁷⁾ mögen nach ihrer Verbreitung wie die Limaciden vom Norden ausgegangen sein, wo sie seit dem Eozän fossil auftreten. Doch müssen auch sie viel älter sein und früher schon den Süden erreicht haben, doch fehlen auch sie auf Neuseeland. *Vitrina* ist hauptsächlich holarktisch, reicht aber auch in die andern altweltlichen Regionen hinein. Von ihren Untergruppen findet sich *Semilimax* hauptsächlich im Gebiete der Alpen, *Phenacolimax* ist borealpaläarktisch, *Oligolimax* in den Hochgebirgen der alpinen Zone heimisch, aber bis Kamtschatka und Alaska verbreitet, *Gallaudia* nordasiatisch. Zerstreute Arten von *Vitrina* finden sich in ganz Afrika, auf Madagaskar, den Maskarenen, den Philippinen, Salomonen, Kermadek- und Marquesasinseln. Soweit es sich nicht um unsichere Bestimmungen oder Verschleppungen handelt, würde sich diese Verbreitung nur durch ein mesozoisches Alter der Ausbreitung erklären lassen. Von anderen Gattungen sind *Vitrinoidea*, *Vitrinopsis*, *Vitrinoconus* und *Philippinella* auf den Philippinen heimisch, *Damayantia* auf Borneo, *Parmella* auf Fidschi, *Otesia* in Hinterindien und auf Celebes, *Cryptosoma* in

²⁷⁾ G. W. Tryon: *Manual of Conchology*. 2. ser. Pulmonata I, 1885, p. 132—184, 253.

Birma, *Austenia* in Indien, *Helicarion* in Indien und Australien. Diese lokalen Gattungen machen es wahrscheinlich, daß die eigentliche Heimat der Vitriniden im Norden auf der asiatischen Seite lag, in der alten Angaris. Auch andere lokale Gattungen sprechen nicht dagegen, lassen sich vielmehr leicht von Asien herleiten, so *Velifera* von Costa Rica, *Vitrinozonites* aus der Union, *Africarion* von Abessinien, *Aspidelus* von der Goldküste und Kamerun.

Die Urocycliden bilden einen Teil der altäthiopischen Fauna, der im Osten durch die Limaciden etwas zurückgedrängt wurde. Sie müssen bis zum Jura nach Afrika gelangt sein. Sie sind hier auch heute noch weit verbreitet. In Togo treffen wir *Microcycylus*, von hier bis Kamerun und auf den Guineainseln *Dendrolimax*, in Kamerun *Varania*, in Deutschostafrika *Leptichnus* und *Trichotoxon*, in Usambara, von Mossambique bis Natal, auf den Komoren und Madagaskar *Urocycylus*, auf Madagaskar allein *Elisa*. Bezeichnend für das Alter der Familie ist besonders die Verbreitung von *Urocycylus*, die gar keine Rücksicht auf die Straße von Mossambique nimmt, deren Anlage doch wahrscheinlich schon bis auf den Jura zurückgeht.

Die Parmacelliden gingen von der Nordatlantis aus und erreichten nicht vor dem Pliozän Nordafrika. Lokal ganz beschränkt ist *Gigantomilax* mit *Turcomilax* aus Kaukasien und Turkestan. Auch *Parmacella* zeigt keine weite Verbreitung. Sie bewohnt das Mittelmeergebiet von den Kanarischen Inseln, Marokko und Spanien bis Algier und Südfrankreich und dann wieder von Ägypten und dem Kaukasus bis Persien, Afghanistan und Turkestan, eine merkwürdig zerrissene Verbreitung. Die Heimat der Gattung möchten wir mit Simroth mehr im zentralen Europa suchen, von wo sie sich nach Südosten und nach Südwesten ausbreitete. Daß sie Italien nicht erreichte, erklärt sich einfach daraus, daß die Apenninhalbinsel sich erst spät im Tertiär ausbildete, während das iberische und das ägäisch-dinarische Gebiet immer größere Landgebiete aufwiesen. Die artenreichste Gattung ist *Amalia*. Sie ist besonders ausgesprochen nordatlantisch, da sie außer in Europa und Nordafrika auch in der östlichen Union (*A. hevestoni*) vorkommt. Eine Art *A. ponsonbyi* wird auch von Südafrika angegeben. Da es sich um ein ganz isoliertes Vorkommen handelt, ist sie vorläufig der Verschleppung verdächtig, zumal gerade *Amalia* auch sonst durch den Menschen weit verbreitet worden ist. Dies gilt besonders von *A. gagates*, die so selbst Neuseeland, Tristan da Cunha, St. Helena, Ascension und andere entlegene Gebiete erreicht hat. Nach dem Osten hin wird keine *Amalia*-Art über Syrien hinaus angegeben, was eben für die östliche Nordatlantis als Heimat der Gattung spricht.

Weit verbreitet sind die wahrscheinlich sehr alten Zonitiden. Allerdings gehört der „*Zonites*“ *priscus* aus dem Karbon wahrschein-

lich in eine andere Familie, aber sie mußten doch schon vor dem Jura nach Australien gekommen sein, da sie auf Neuseeland ganz besonders artenreich auftreten, gehören ihnen doch hier nach älterer Bestimmung nicht weniger als 111 Arten an, das sind 73% sämtlicher auf Neuseeland vorkommenden Pulmonaten, und auch in Polynesien spielen sie bis Hawaii und bis zu den Marquesas eine bedeutende Rolle. Allerdings stellt neuerdings Pilsbry eine große Anzahl dieser Formen zu den später zu besprechenden Endodontiden, wie ja überhaupt die Systematik dieser Gruppen noch nicht ganz sicher festgelegt ist. Wir beschränken uns daher hier lieber auf die sicher zu den Zonitiden zu stellenden Gattungen. An erster Stelle ist natürlich *Zonites* selbst zu erwähnen, der fast über die ganze Erde verbreitet, aber dabei in zahlreiche Untergattungen gespalten ist. *Zonites* s. str. gehört dem Mittelmeergebiet und Innerasien an. Rein mediterran ist *Janulus*. *Omphalina* bewohnt in der Hauptsache das Gebiet der Union, reicht aber bis Mexiko und Guatemala südwärts, kommt aber mit einer Gruppe auch im paläarktischen Gebiete vor (*Aegopina*). *Striatura* ist über die Union und Mexiko verbreitet, *Gastrodonta* wird von der Union, Haiti und Jamaika angegeben, doch stellt Pilsbry jetzt die haitische *Odontosagda* zu den Heliciden und auch *Proserpinula* von Jamaika ist zweifelhaft. *Stenopus* endlich lebt in Mittelamerika, Westindien und Venezuela. Alle diese Gruppen sprechen in ihrer Verbreitung entschieden für einen nordischen Ursprung der Familie, ohne einen Erdteil besonders hervortreten zu lassen. Weiter verbreitet ist die Untergattung *Hyalinia*, die über alle Regionen verbreitet ist. Die meisten ihrer Gruppen sind allerdings weniger weit ausgebreitet. So findet sich *Nautilinus* nur auf den Kanarischen Inseln, *Conulopolita* nur im Kaukasus, *Zonitoides* in Mitteleuropa, dem alpinen Gürtel und auf der Pyrenäen- und Apenninenhalbinsel mit den Balearen, Korsika, Sardinien sowie Albanien. In Europa bis ans Mittelmeer, aber auch in Japan lebt *Vitrea*. *Polita* findet sich in allen Regionen außerhalb Afrikas, nämlich in Europa, der Union, Mittel- und Südamerika, Ostasien, der orientalischen Region, Melanesien, Australien, aber nicht auf Neuseeland. *Conulus* ist fast überall vorhanden bis auf das südliche Südamerika, Neuseeland und die madagassische Region abgesehen von den Komoren. Ganz besonderes Interesse verdiente endlich die Untergattung *Phacussa* von Neuseeland, die aber Pilsbry später ebenfalls zu den Endodontiden stellte. Die Verbreitung von *Polita*, besonders ihr Fehlen in Afrika, das im Jura mit Asien in besonders bequemer Verbindung stand, spricht nicht gerade dafür, daß *Zonites* und *Conulus* von der Angaris ausgegangen sind. Eher käme schon die Nordatlantis in Frage, zumal wegen der zahlreichen nordamerikanischen Formen. Dagegen ist *Trochomorpha* wohl sicher von der Angaris ausgegangen, da sie von China und Indien bis zu den Neuen Hebriden und Tahiti reicht, auf Hawaii und den Karolinen allerdings fehlt.

An die Zonitiden schließen sich die Selenitiden eng an. Ihre Heimat liegt jedenfalls in der Nearktis, auf die sie fast ganz beschränkt sind. *Selenites* selbst reicht allerdings bis nach Venezuela und Westindien und *Merchia* ist nur von Puerto Rico und den kleinen Antillen bekannt. Dagegen findet sich *Haplotrema* nur in der westlichen Union. Die Naniniden sind von Europa oder noch wahrscheinlicher von Asien ausgegangen, hatten aber auf jeden Fall Europa schon im Eozän erreicht, während sie nach Afrika und Australien vielleicht schon im Jura kamen, da sie hier auch Neuseeland erreichten und dort in der madagassischen Region eigentümliche Formen besitzen. Die meisten Formen gehören aber heute der orientalischen Region an. Ganz auf diese beschränkt sind *Sessara* (Birma) und *Ariophanta* (Vorderindien). Auch *Xesta* gehört mit den meisten seiner Gruppen hierher, so mit *Xesta*, *Xestina*, *Macrochlamys*, *Macrocerus*, *Bensonina*, *Sophina*, *Durgella*, *Sagdinella*, *Oxytes*. Einige Untergattungen sind dabei sehr beschränkt in ihrer Verbreitung, so findet sich *Sagdinella* nur auf den Nikobaren, *Sophina* in Birma, *Macrocerus* auf den Philippinen. Von Indien bis Australien reichen *Microcystina* und *Lamprocystis*. *Microcystis* ist auf den Sundainseln und Philippinen, besonders aber auch auf Fidschi, Tahiti und anderen polynesischen Inseln, auf Hawaii und nach Hedley auch auf Neuseeland zu finden. *Eurypus* ist nur auf den Fidschi-Inseln heimisch, wo sich auch die Gattung *Orpiella* vorfindet. Endlich kennen wir auch noch eine Untergattung von *Xesta*, *Thapsia* aus Westafrika, ein Hinweis auf die frühere weitere Verbreitung der Gattung, die kaum erst im Pliozän erfolgt sein kann. In Ostafrika ist an die Stelle der hier wieder verschwundenen *Xesta* die Gattung *Guillainia* getreten, auch spielt hier die Gattung *Rhysota* eine wichtige Rolle, die wie *Xesta* von Südasien aus sich nach Südosten und nach Südwesten ausgebreitet haben muß. Rein indisch sind *Kaliella*, *Euplecta* (Philippinen), *Rotalaria* (Nikobaren). *Hemiplecta* greift nach Melanesien über. *Trochonanina* zeigt ziemlich die gleiche Verbreitung wie *Microcystis*, muß also schon früh nach Ozeanien gelangt sein. *Rhysota* s. str. zeigt eine auffällig lückenhafte Verbreitung: Orientalische Region östlich des Busens von Bengalen, aber auch Madagaskar und Liberia. Auch hier kann nicht erst an eine neogene Verbreitung gedacht werden. In Ostafrika sind an Stelle der dort wieder ausgestorbenen *Rhysota* s. str. die Untergattungen *Martensia*, *Zingis* und *Hamya* getreten, in Teilen Westafrikas *Trochozonites*. Von Afrika bis Indien reicht *Sitala*. Daß die Naniniden sich schon im Mesozoikum ausgebreitet haben müssen, zeigt besonders die Gattung *Rotula* an. Sie ist außer aus der orientalischen Region auch von den Maskarenen bekannt, wo auch die Untergattungen *Pachystyla* und *Caldwellia* und die Gattung *Coelatura* endemisch sind. Die Untergattung *Stylodonta* wieder ist den Maskarenen und Seychellen mit den Philippinen gemeinsam. Wir haben also in *Rotula* entschieden eine lemurische Gattung vor uns und müssen

annehmen, daß sich die Naniniden spätestens im Jura in drei Richtungen von der Südangaris und Indien aus ausbreiteten, nach Afrika über Arabien (*Rhysota*, *Xesta*, *Guillainia*), nach Madagaskar über die Lemuris (*Rotula*, *Coclatura*) und nach Polynesien (*Rhysota*, *Orpiella*, *Xesta*). Gegen einen südlichen Ursprung der Familie spricht neben ihrem Fehlen in Südamerika die geringe Eigenart in der Fauna Afrikas und Australiens.

Eine weitere nordische Familie bilden die Arioniden, die im Paläogen offenbar die ganze Holarktis bewohnten. Asien gehörte *Anadenus* an, der sich heute in China und im Himalaya bis Sikkim und Kaschmir findet. Zahlreiche Formen sind in Nordamerika heimisch und zwar durchweg in seinem westlichen Teile. Auf Kalifornien beschränkt sind *Aphallarion*, *Hesperarion*, *Anadenula*, auf Idaho *Zacoleus*, auf Idaho und Oregon *Hemphillia*, auf Mexiko *Metostracon*, auf Costa Rica *Cryptostracon*. *Ariolimax* lebt von Britisch-Columbien bis Kalifornien und weiterhin in Costa Rica, *Prophysaon* in Vankouver, Washington und Idaho. Diese Verbreitung schließt sich ganz auffällig an die schmale pazifische Halbinsel an, die sich in der Mittel- und Oberkreide, das westliche Nordamerika umfassend und durch ein kordillerisches Meer vom östlichen Nordamerika getrennt, vom Beringgebiet Asiens südostwärts erstreckte, und wir sind daher geneigt, die Entwicklung dieser Gattungen zu dieser Landmasse in Beziehung zu setzen. *Geomalacus* gehört der alten Lusitanis an und ist von Nordportugal, Galizien und von Südwestirland bekannt, sogar in der gleichen Art *G. maculosus*. *Arion* ist entschieden in Europa heimisch. Er fehlt im kaspischen und pontischen Rußland, in Rumänien, auf der Balkanhalbinsel, im Karstgebiete, in Unteritalien, auf Sizilien, Sardinien und Korsika, sowie den Balearen. Dagegen hat er Madeira die Azoren und Island erreicht und dringt auch ein Stück in Nordwestsibirien ein. Diese Verbreitung der nordischen Arten der Arioniden, besonders ihr Fehlen im atlantischen Nordamerika spricht entschieden dagegen, daß sie aus der Nordatlantis stammen. Als ihre Heimat kommt daher die jurassische Angaris in erster Linie in Frage. Von hier mögen sie in der mittleren Kreide nach dem westlichen Nordamerika gelangt sein und gleichzeitig nach Europa, hier neue Zweige treibend. Afrika, wo die Familie im Süden durch *Oopelta* vertreten ist, wurde wohl vor dem Miozän erreicht, da sie hier ja schon wieder zurückgedrängt erscheint.

Auch die Philomyciden sind wohl von Nordostasien ausgegangen, wo sie die nordatlantischen Parmacelliden ersetzten. Von hier breitete sich die einzige Gattung *Philomycus* auf der einen Seite nach Süden aus und besiedelte Ostasien, Hinterindien bis Assam, Malakka, Java und Celebes. Andere Formen erreichten Nordamerika und besiedelten dieses bis Guatemala, Nicaragua und Costa Rica, auch im atlantischen Anteile, also viel weiter als die Arioniden. Man möchte daraus schließen, daß sie sich vor diesen ausgebreitet haben, da sie gerade im Osten der Union vorkommen

und im Westen offensichtlich verdrängt worden sind. Ihre Ausbreitung nach Nordamerika muß dann mindestens in den Unterjura fallen.

Als letzte Familie der Aulacopoden sind endlich die Endodontiden mit den Punctiden zu erwähnen, in deren Systematik wir uns an Pilsbry anschließen.²⁸⁾ Sie gehören sicher zu den ältesten Stylommatophoren, stehen sie doch nach Pilsbry den gemeinsamen Vorfahren derselben ganz besonders nahe und zu ihnen gehört wahrscheinlich auch der „*Zonites*“ *priscus* aus dem Karbon Nordamerikas. Aus ihnen oder ihnen nahestehenden Formen dürften nicht nur die Aulacopoden, sondern auch die später zu besprechenden Holopoden hervorgegangen sein. Sie sind sehr weit verbreitet, besonders in den gemäßigten Zonen. In den Tropen treten sie dagegen mehr zurück. Sie sind hier offenbar durch jüngere Formen verdrängt worden, wie durch die Urocycliden, die Zonitiden, die Naniniden u. a., besonders auch durch die zu den Holopoden gehörigen Heliciden. Infolge dieses hohen Alters der Familie und ihrer lückenhaften Verbreitung ist eine sichere Feststellung ihres Heimatgebietes kaum möglich. Von den Untergruppen sind zunächst die Polyplacognathen (Punctiden) zu erwähnen. Sie zeigen gleich eine außerordentlich zerstreute Verbreitung. *Punctum* ist über die holarktische Region weit verbreitet. Ihm steht auf Tasmanien, Neuseeland und den Campbell-Inseln *Laoma* mit *Phrixognathus* nahe, ein Hinweis auf die frühe und weite Ausbreitung dieser Gruppe, die mindestens in der orientalischen Region, in Melanesien und Australien wieder verdrängt worden sein muß.

Fast alle anderen Endodontiden gehören zu den Haplogonen oder Endodontiden im engeren Sinne, die auch bedeutend weiter verbreitet sind als die Punctiden. Im Norden werden sie durch *Pyramidula* oder *Patula* vertreten, der nach Pilsbry auch die oben erwähnte Karbonart zugehören dürfte. Sie bewohnt das ganze nearktische und das paläarktische Gebiet mit Ausnahme von Ostasien, in mehrere Untergattungen gespalten. Von diesen sind einzelne Lokalformen, wie *Atlantica* auf Madeira, *Lyrula* und *Lyrodiscus* auf den Kanarischen Inseln. Rein nearktisch sind nach Pilsbry *Patula* und *Helicodiscus*. *Pyramidula* s. str. breitet sich in seinen typischen Formen über das nichtmediterrane Europa, Nord- und Innerasien aus, während sie im östlichen Nordamerika durch *Planogyra*, in Nordmexiko durch *Microconus* vertreten wird. Nach dieser Ausbreitung ist *Pyramidula* wohl am ehesten als nordatlantisches Element zu bezeichnen, das Asien und das Mittelmeerangebiet erst später erreicht hat. Die andern Gattungen der Endodontiden gehören ganz dem Süden an und zeigen zum Teil recht interessante Beziehungen. *Amphidoxa* lebt in Chile, bei Kap Hoorn, auf den Juan Fernandez-Inseln und auf Kerguelen. Diese Verbreitung weist auf der einen Seite auf den östlichen Teil der

²⁸⁾ H. A. Pilsbry: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata IX, 1895.

südpazifischen Landbrücke zwischen Südamerika und Australien hin, auf der andern auf die südatlantischen und lemurischen Landgebiete. Diese Gattung muß also im Mesozoikum im Süden eine weite Verbreitung gehabt haben und man dürfte sie wegen des Vorkommens auf Kerguelen wohl bis zur Trias zurück zu datieren haben.

Auch die Gattung *Endodonta* zeigt ähnliche weitreichende Beziehungen. In der Hauptsache gehört sie der australischen Region an, wo zahlreiche Untergattungen vorkommen. Von diesen reicht *Thamnatodon* bis zu den Philippinen nordwärts. Die ihm nahestehende *Helenoconcha* aber ist auf St. Helena bekannt. An irgend eine Einschleppung oder transmarine Verbreitung kann hier unmöglich gedacht werden, auch eine Ausstrahlung von Europa her anzunehmen, ist durch nichts begründet. Wir müssen vielmehr annehmen, daß *Endodonta* eine Gattung der triadischen und vielleicht schon vortriadischen Gondwanis war und sich später etwas nach Westen ausbreitete, wie *Amphidoxa* von der Südatlantis ausging. Von der Gondwanis aus hat sich *Endodonta* im Mesozoikum auch nach Osten über die Ozeanis ausgebreitet, wo wir jetzt z. B. *Diglyptus* auf den Australinseln, *Libera* auf Tahiti und den Cook-Inseln, *Brazieria* auf den Karolinen finden, während *Phenacharopa* und *Aeschrodomus* sowie *Ptychodon* und *Charopa* Neuseeland erreicht haben. Einzelne Untergattungen sind ziemlich weit verbreitet, wie *Charopa*, die auf Australien, Neukaledonien, Neuseeland, den Kermadek- und den Aucklandinseln vorkommt. Diese Untergattung muß daher mindestens bis an den Beginn des Tertiär zurückreichen, während beschränkter verbreitete Gruppen, wie *Paratrochus* und *Coliolus* von Neuguinea eher jünger sein könnten.

Ganz entschieden in Australien heimisch ist die Gattung *Flammulina*, die außer in Australien und Tasmanien auf Neukaledonien, der Lord Howe-Insel, Neuseeland und den Auckland-Inseln zu finden ist. Von ihren Untergattungen sind *Phacussa*, *Gerontia*, *Allodiscus*, *Pyrrha*, *Therasia*, *Phenacohelix* und *Suteria* ganz auf Neuseeland beschränkt, *Flammulina* s. str. kommt sonst nur auf der Lord Howe-Insel und den Aucklandinseln vor, *Thalassohelix* auch auf Tasmanien. Dem südlichen Afrika gehört ausschließlich die Gattung *Phasis* mit *Trachycystis* und *Sculptaria* an, so daß sich also die südlichen Endodontiden in der Reihenfolge *Amphidoxa* (Südatlantis), *Phasis* (Afrika), *Endodonta* (Gondwanis), *Flammulina* (Australien) über die ganze Holarktis verbreiteten, und daß wir von allen Kontinenten der Vorzeit nur aus der Angaris keinen besonderen Vertreter dieser Familie angeben können.

Als besondere Gruppe der Endodontiden sieht Pilsbry die Gattung *Pararhytida* an, die mindestens eine besondere Unterfamilie, wenn nicht Familie bildet. Es handelt sich hierbei auch offenbar um eine alte Reliktenform, da die Gattung heute ausschließlich von Neuguinea bekannt ist.

β. Agnathen.

Aus den Aulacopoden sind nach Pilsbry die Agnathen hervorgegangen, eine durchaus europäische Abteilung der Stylommato-phoren. Ihre Hauptfamilie bilden die Testacelliden mit den Hauptgattungen *Testacella* und *Daudebardia*. Für die beiden Gattungen werden früher auch je eine Art von Neuseeland angegeben, doch hat sich diese Bestimmung als irrtümlich herausgestellt, wie so manche andere, die sich auf neuseeländische Landschnecken bezog. *Testacella* findet sich auf der Pyrenäen- und Apenninenhalbinsel mit den Balearen, Sardinien und Sizilien, kommt aber auch in Südwestengland, Wales und Südirland vor. Die Gattung ist hiernach entschieden ein lusitanisches Element und wohl auf der mesozoisch-alttertiären Lusitanis heimisch. *Daudebardia* ist beträchtlich weiter verbreitet. Sie kommt vereinzelt auch in den Gebirgen Mitteleuropas vor und reicht von hier in vielen Arten über die Balkanhalbinsel bis zur Krim, bis Kleinasien und dem Kaukasus und wird auch von Süditalien, Sizilien, Sardinien und dem Atlasgebiete angegeben. Von den Untergattungen ist *Isselia* auf Sardinien beschränkt, *Pseudolibania* auf Unteritalien, während *Libania* in Syrien, Kreta, sowie in Rumänien und Siebenbürgen heimisch ist, wahrscheinlich auch in Kleinasien. Aus der Verbreitung geht hervor, daß die Daudebardiinen weiter östlich heimisch waren als die Testacellinen, vielleicht auf dem Thrakophrygischen Lande zwischen Pontus und Mittelmeer.

Noch weiter im Osten müssen die Trigonochlamydiden heimisch sein, leben doch alle ihre Gattungen im Kaukasus und seiner Umgebung, nämlich *Hyrcaolestes*, *Phrixolestes*, *Pseudomilax*, *Selenochlamys* und *Trigonochlamys*. Letzterer reicht bis Armenien und Persien, *Phrixolestes* bis Trapezunt. Es liegt kein Grund zu der Annahme vor, daß diese Gattungen anderswoher in ihr jetziges Wohngebiet eingewandert wären.

Die Plutoniiden endlich finden sich mit der monotypen *Plutonia atlantica* ausschließlich auf den Azoren, die ehemals einen Teil der Lusitanis gebildet haben müssen. Die Entwicklung der Agnathen, die möglicherweise polyphyletisch erfolgt ist, hat also durchweg am Südrande der östlichen Nordatlantis stattgefunden in der Reihenfolge von Westen nach Osten: *Plutonia*, *Testacella*, *Daudebardia*, Trigonochlamydiden.

γ. Holopoden.

Sind die Agnathen formenarm und wenig weit verbreitet, so wetteifern die Holopoden in jeder Beziehung mit den Aulacopoden, mit denen sie aus einer Wurzel entsprossen sind. Nordischen Ursprungs sind die Clausiliiden, deren Heimat entschieden in Europa zu suchen ist, über dessen Grenzen nur wenige Gattungen hinausgreifen. Von hier gelangten sie vielleicht schon vortertiär nach dem Norden der Südatlantis und kamen so bis Südamerika, wo sie heute in den Anden durch *Nenia* vertreten sind, und ebenso

auch nach dem indischen Gebiet, wo *Garnieria* die Philippinen, Molukken und Celebes bewohnt. Dagegen mögen *Formosana* von Formosa, *Macroptychia* von Abessinien, *Boettgeria* von Madeira und *Mauritania* von Ostalgerien neogene Einwanderer in ihren jetzigen Wohngebieten sein. Auch sonst mögen die Gattungen sich vielfach erst während der Tertiärzeit in Zusammenhang mit der Faltung der alpinen Gebirge entwickelt haben, so *Siziliaria* in Westsizilien, *Charpenteria* in den Westalpen, *Fusulus*, *Clausiliastrea* und *Pirotoma* in den Ostalpen, *Dilataria* in Kroatien, *Herylla*, *Medora*, *Agathylla* und *Delima* in Dalmatien, *Graciliaria* in Bosnien, *Pseudalinda* und *Uncinaria* in den Karpathen, *Alopi*a in Siebenbürgen, *Oligoptychia*, *Albinaria* und *Papillifera* in Griechenland, *Triloba*, *Idyla*, *Strigillaria*, *Carinigera*, *Laciniaria* in Serbien, *Euxina* im pontischen Kleinasien oder Armenien, *Euxinastrea*, *Acrotoma*, *Micropontica* und *Serrulina* im Kaukasus, *Cristataria* und *Bitorquata* in Syrien. Natürlich sind diese Gattungen nicht streng auf die genannten Gebiete beschränkt, sondern z. T. weiter verbreitet, aber sie treten in diesen mit so überwiegendem Formenreichtum auf, daß wir ihre Heimat kaum anderswo suchen können. So ist *Delima* über die ganze Apenninen- und Balkanhalbinsel verbreitet. Während aber sonst in einem Lande höchstens 9 Arten von ihr vorkommen (Kroatien), fallen auf Dalmatien 81! Ähnlich haben wir bei *Albinaria* auf Kreta 39, im Peloponnes 17 Arten, sonst höchstens 8. Gerade die Ausbreitung der Clausiliiden bietet großes Interesse, zumal sie auch auf die Entwicklungsgeschichte der mittelmeeischen Inseln vielfach helles Licht wirft, doch würde uns eine derartige Spezialuntersuchung hier zu weit führen.

Die Achatiniden²⁹⁾ müssen schon lange weitverbreitet sein. Ihre Heimat sucht Pilsbry³⁰⁾ in Afrika, von wo sie über die Südatlantis nach Südamerika gelangten. Tatsächlich sind ja in der Südatlantis die Achatiniden bei weitem am formenreichsten entwickelt, besonders in Afrika. Die Achatininen sind ganz streng auf diesen Erdteil oder besser gesagt, auf die äthiopische Region beschränkt, die sie in ihrer ganzen Ausdehnung bewohnen und aus der sie sicher zahlreiche ältere Formen verdrängt haben. Die weniger entwickelte Gattung *Achatina* ist über das ganze tropische Afrika verbreitet, die spezialisierten Gattungen sind etwas beschränkt, so *Burtoa* auf den Osten, *Archachatina* und *Pseudachatina* auf den Westen, *Metachatina* und *Cochlitoma* auf den Süden. Besonderes Interesse bietet die Gattung *Columna*, die mit ihren drei Arten auf die Prinzeninsel beschränkt ist. Sonst läßt sich paläogeographisch über die verschiedenen Gattungen der Achatininen nicht viel sagen.

Weiter verbreitet als diese sind die Coeliacinen, eine uralte Gruppe, die jetzt zumeist nur monotype Gattungen besitzt und

²⁹⁾ H. A. Pilsbry: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata XVI bis XVIII, 1904—1907.

³⁰⁾ Ebend. XVIII, 1906, p. VI.

daher wohl vor dem Aussterben steht. Sie stehen offenbar den gemeinsamen Stammformen besonders nahe, die wir mit Pilsbry als den Urclausiliiden verwandt ansehen müssen. Zunächst sind auch diese Tiere in Afrika vertreten: *Thomea* und *Pyrgina* auf Sao Thomé und *Coelioxys* in Südafrika, also alle drei in typischen Rückzugsgebieten der alten Fauna, während die Coelioxysen im übrigen Afrika wohl durch die Achatininen und Stenogyrynen verdrängt wurden. Daß sie früher auch im nördlicheren Afrika lebten, geht deutlich daraus hervor, daß wir aus dem Untereozän von Paris die fossile Gattung *Distoechia* kennen. Die Unterfamilie muß sich also in vortertiärer Zeit nach Europa haben ausbreiten können. Das wäre am ehesten in der Untertrias möglich gewesen, doch boten auch später noch zwischenlagernde Inseln, besonders die iberische, die bätische und die berberische durch ihre wechselnden Verbindungen einige Möglichkeiten zum Faunenaustausch zwischen Afrika und Europa, so daß die Ausbreitung vielleicht auch später stattgefunden haben könnte. Endlich treten die Coelioxysen noch auf der Südküste von Kuba mit *Cryptelasmus* auf, auch ein deutlicher Fingerzeig auf die frühere weitere Ausbreitung der Unterfamilie.

Am weitesten verbreitet und dabei ziemlich formenreich sind die Stenogyrynen, die sich wieder in fünf verschiedene Stämme teilen lassen. Fast alle sind in Afrika vertreten, bei fast allen bildet dieses Festland die Mitte des Verbreitungsgebietes, so daß wir auch für diese Unterfamilie die Heimat in der äthiopischen Region zu suchen haben. Der erste Stamm ist das *Subulina*-Phylum, aus der neotropischen, aethiopischen, madagassischen und orientalischen Region bekannt. Bei diesem überwiegen die afrikanischen Formen ganz besonders. Die rein aethiopischen Formen sind z. T. weit verbreitet, wie *Subulina*, *Pseudoglossula* und *Petriola*, die dem ganzen tropischen Gebiete angehören. Andere sind lokal, wie *Ceras* von Kongo, *Homorus* von Abessinien, *Bocageia* von die Prinzeninsel und besonders *Chilonopsis* und *Cleostyla* von St. Helena letzteres ein wichtiger Hinweis auf die ehemalige Landverbindung der jetzt ganz ozeanischen Insel. Noch entschiedener ist der Hinweis auf die Südatlantik bei *Subulina*, die außer dem tropischen Afrika und den Komoren auch das tropische Mittel- und Südamerika bewohnt. Auf Trinidad schließt sich *Luntia*, in Guatemala *Tornaxis* an. Endlich ist dieser Stamm auch nach der orientalischen Region gelangt, wo ihn *Bacillum* in Hinterindien vertritt. Die Zeit dieser Ausbreitung dürfte schon weit zurückreichen, da dieses Fundgebiet zu weit von dem Hauptverbreitungsgebiete des Stammes getrennt liegt. Sie gehört vielleicht dem Jura an.

Der einzige nicht in Afrika vertretene Stamm, das *Leptinaria*-Phylum, kann sich nur in Südamerika entwickelt haben. Die Hauptgattung *Leptinaria* ist mit ihren sämtlichen Untergattungen auf die tropischen Gebiete der neotropischen Region mit Einschluß von Westindien beschränkt. Gruppen, wie *Neosubulina*, die auf

die Inseln Buen Aire und Curaçao beschränkt sind, müssen dabei ziemlich jung sein. Ganz eigenartige Verbreitung zeigt die zweite zu diesem Stamme gehörige Gattung *Ochroderma*. Deren Unter-gattung *Ochrodermella* nämlich lebt mit ihren drei Arten ausschließlich auf den Cocos-Inseln, die in der Mitte zwischen den Galapagos-Inseln und Nicaragua gelegen sind.

Dagegen ist *Ochroderma* s. str. mit der einzigen Art *O. gigas* ausschließlich auf der Karolineninsel Ruk gefunden worden. Pilsbry betont ausdrücklich, daß sich beide Gruppen generisch nicht trennen lassen. Hier versagt jede andere Erklärung. Man kann nur an eine Verbreitung des Typus mit Hilfe der Ozeanis denken. Es wäre doch mehr als gesucht, wollte man auch diese Gattung im Sinne von Simroth in Europa entstehen und von hier auf der einen Seite über Mittelamerika nach den Cocosinseln, auf der andern Seite über ganz Asien nach den Karolinen wandern lassen. Diese Ausbreitung über die Ozeanis von Südamerika her können wir in die mittlere Kreidezeit setzen.

Der dritte Stamm der Stenogyrynen, das *Opeas*-Phylum, zeigt die weiteste Verbreitung und ist in allen tropischen Regionen vertreten. Ebenso weit verbreitet ist auch die Hauptgattung *Opeas* selbst. Sie lebt in Süd- und Mittelamerika, in Westindien, in ganz Afrika, auf den Komoren, Seychellen und Maskarenen, von Ceylon bis China und Japan, von den Nikobaren und Philippinen bis Polynesien, wo sie auf Neukaledonien, den Carolinen, den Marshall-Inseln, Hawaii, den Paumotu-Inseln, den Cook-, Samoa- und Tonga-inseln vorkommt. Dagegen fehlt sie auf den Marquesas und Tahiti, wie auch auf Neuseeland. Aus dieser Verbreitung geht deutlich hervor, daß die Gattung nicht von Südamerika aus nach Ozeanien gelangt sein kann, sondern daß sie unbedingt von Indien herkommen muß. Dann muß aber ihre Einwanderung spätestens dem Jura angehören. Ihre Heimat kann auch nicht in der östlichen Gondwanis liegen. Dagegen spricht ihr Fehlen in Australien. Es bleiben also als Stammsgebiete nur die Südatlantis und die Lemuris übrig. Letztere hat jedenfalls in der Verbreitung eine Rolle gespielt, aber das Hauptgebiet ist doch ganz offenbar auch hier die östliche Südatlantis, nämlich Afrika. Hier ist auch *Pseudopeas* zu Hause, die jetzt noch in Westafrika, Abessinien und auf den Komoren lebt, eine ausgesprochene Reliktenverbreitung. Südamerikanische Formen bilden wahrscheinlich eine besondere Untergattung. Sie leben hauptsächlich im Süden der neotropischen Region. Eine andere Untergattung ist *Eremopeas* von Australien. Im ganzen zeigt also *Pseudopeas* eine ähnliche Verbreitung wie *Opeas*, nur viel lückenhafter, so daß sie offensichtlich durch jüngere Formen zurückgedrängt worden ist. *Opeas* steht dann auch der Gattung *Tristania* nahe, die mit ihren zwei Arten Tristan da Cunha bewohnt. Auch dies ist eine Beziehung, die auf eine alte Landverbindung hinweist. *Tristania* hat auf der südlichen Südatlantis wohl auch früher größere Gebiete bewohnt. In Afrika schließen sich an unsern Stamm

weiter *Hypolysia* von Natal sowie *Curvella* an, die ganze äthiopische Region bewohnend und außerdem Vorder- und Hinterindien und die Philippinen, aber nicht Ceylon. Ihre Verbreitung muß also über Arabien erfolgt sein und könnte dem Pliozän angehören, doch ist auch eine frühere Ausbreitung nicht ganz ausgeschlossen. Auf alle Fälle älter sind einige speziell orientalische Gattungen. *Plicaxis* von Malakka, *Prosopaeas* von Hinterindien, den Sundainseln und Philippinen und *Paropaeas* von den Sundainseln, sowie *Perrieria* von den Obiinseln in den Molukken. Alle diese Gattungen mögen ebenso wie *Opeas* und *Pseudopeas* der jurassischen Verbreitungswelle der Stenogyrynen angehören.

Rein altweltlich ist der *Ruminas*stamm geblieben. Die weiteste Verbreitung besitzt in ihm *Zootecus*. Die Gattung bewohnt die Kap Verdischen Inseln, die Sahara, Sokotra, Arabien, Indien, Ceylon und Birma. Die Heimat liegt ganz entschieden wieder auf nordafrikanischen Boden, von wo *Zootecus* wohl erst spät, etwa mit *Curvella* sich über Arabien nach dem Osten ausbreitete, während die Kap Verdischen Inseln etwa im Miozän erreicht wurden. Nach Norden hin schließt sich an diese Gattung *Rumina* an, deren Art *R. decollata* zu den verbreitetsten Formen der mediterranen Küstenfauna gehört. Ihre Ausbreitung steht daher zweifellos mit der Bildung des heutigen Mittelmeeres in Zusammenhang und ist darum sicher nur jungtertiär. Auf Sokotra finden wir neben *Zootecus* die endemische Gattung *Riebeckia*, weiter südlich auf Madagaskar *Clavator*, so daß also dieser Stamm wahrscheinlich bis zum Miozän ganz auf das afrikanische Gebiet beschränkt war.

Der letzte ist der *Obeliscus*stamm, der fast ganz der Südatlantik angehört. Er ist besonders zahlreich in der neotropischen Region vertreten. *Synapterpes*, *Rhodea* und *Neobeliscus* bewohnen das tropische Südamerika, letzterer Brasilien, die andern mehr das andine Gebiet von Kolumbien und Ecuador. *Obeliscus* findet sich ebenfalls in diesem ganzen Gebiete, aber auch in Westindien. An diese neotropischen Gattungen schließen sich *Euonyma* von Südafrika und Usambara und vielleicht *Tortaxis* von Hinterindien an. Dieser Stamm zeigt also eine lückenhaftere Verbreitung als die anderen alle und ist offenbar zurückgedrängt wie die Gattung *Pseudopeas*. Seine Heimat muß auch auf der Südatlantik liegen, aber wahrscheinlich mehr nach Südamerika hin und wir erhalten demnach als geographische Reihenfolge der Heimat der Stenogyrynenstämme von Westen nach Osten: *Leptinaria* (westliches Südamerika), *Obeliscus* (östliches Südamerika), *Rumina* (Nordafrika), *Subulina* (Westafrika), *Opeas* (Ostafrika?).

Die Urocoptiden³¹⁾ (Cylindrelliden) haben ihr Verbreitungszentrum in Westindien und Pilsbry³²⁾ nimmt an, daß sie sich von

³¹⁾ H. A. Pilsbry: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata XV, XVI. 1903—1904.

³²⁾ Ebend. XVI, 1904, p. XX—XXIV.

hier schon vortertiär nach Florida, Mexiko und dem nördlichen Nordamerika ausgebreitet hätten. Da für diese Zeit die Existenz eines westindischen Landgebietes durchaus noch nicht gesichert ist und im Oligozän nach Schuchert ganz Westindien überflutet wurde, kann man die Ausbreitung der Urocoptiden nicht vor das Miozän setzen, das gerade die günstigsten Landverbindungen dafür bot. Die Familie muß denn von Südamerika ausgegangen sein, wenn sie hier auch heute nicht mehr heimisch ist. Die Eucalodinen haben ihre besondere Entwicklung offenbar im festländischen Mittelamerika erfahren, wo *Eucalodium*, *Anisospira*, *Epirobia* und *Coelocentrum* von Mexiko bis Guatemala reichen. Von letzterem ist aber die Untergattung *Spartocentrum* nach Niederkalifornien vorgedrungen, das *Berendtia* ausschließlich bewohnt. *Holospira* reicht von Mexiko bis Arizona, Neumexiko und Texas. fehlt aber sowohl in Guatemala wie auf Niederkalifornien. Diese Ausbreitung in nearktisches Gebiet möchten wir als erst im Pliozän erfolgt ansehen. Eher dürfte *Archegocoptis* nach Haiti gelangt sein, da Mittelamerika mit Westindien sicher im Mitteltertiär zusammenhing.

Während die Eucalodinen sich in der Westhälfte dieses Landes herausbildeten und nur vereinzelt nach dem Osten vordrangen, haben sich die anderen Unterfamilien in der östlichen Hälfte, in Westindien entwickelt. Die Microceraminen sind ganz auf Kuba beschränkt und zwar bewohnt *Microceramus* Westkuba, *Spirocera* Ostkuba. Die Untersuchung der Gesamtfaua der westindischen Inseln, wie sie in einer umfassenden Palaeogeographie veröffentlicht werden wird, führt zu dem Schlusse, daß die Entwicklung der Inseln folgende Phasen durchlaufen hat:

1. Trennung Kubas von Yukatan, Jamaikas von Honduras.
2. Trennung Westkubas von Ostkuba: Westkuba-Insel.
3. Trennung Jamaikas und der Bahamas von Haiti, der Kleinen Antillen von den Großen: Großantillis Insel.
4. Trennung der Kleinen Antillen von Südamerika, Kubas von Haiti, drei Hauptinseln: Bahama-Kuba-Jamaika, Haiti-Puerto Riko, Kleinantillis.
5. Trennung Kubas von Jamaika und den Bahamas, Haitis von Puerto Riko. Sieben Hauptinseln: Westkuba, Ostkuba, Bahamas, Jamaika, Haiti, Puerto Rico, Kleinantillis.
6. Trennung der Bahamas von Südflorida, Puerto Ricos von den Virgin-Inseln, Zerfall der Kleinantillis, Verbindung von Ost- und Westkuba.

Phase 4 muß etwa an den Beginn des Pliozän fallen. Ist diese Annahme richtig, dann muß die Entwicklung der Microceraminen vor Phase 2 fallen, ihre Weiterspaltung vielleicht erst in Phase 5.

Viel weiter sind die Urocoptinen in Westindien verbreitet. Eine erste Gruppe bilden die Gattungen *Spirostemma* und *Anoma* von Jamaika und *Macroceramus* von Haiti und Ostkuba. Diese Verbreitung zeigt, daß die Entwicklung dieser Gruppe etwa in

Phase 3 erfolgt sein muß, als Ostkuba noch mit Haiti und Jamaika in Verbindung stand. Noch älter muß die andere Gruppe sein, denn ihre Hauptgattung *Urocoptis* hat auch in Westkuba endemische Formen entwickelt. Von ihren Untergattungen gehören *Urocoptis* s. str. Jamaika, *Cochlodinella* und *Gongylostoma* Westkuba, *Arangia* und *Idiostemma* Ostkuba und *Antocoptis* Haiti an, sie brauchen also im allgemeinen nicht älter als aus Phase 5 zu sein. Bemerkenswert ist, daß nach Pilsbrys Schema *Antocoptis* nicht den ostkubanischen, sondern eher den westkubanischen Untergattungen nahesteht. An diese schließt sich dann noch die Gattung *Pineria* von der Pinos-Insel bei Westkuba an. Weit verbreitet ist dann wieder die Gattung *Brachypodella*, doch braucht sie nicht bis Phase 1 zurückzureichen wie *Urocoptis*, da sie auf Westkuba fehlt. Ihre Beschränkung auf Jamaika, Ostkuba und Haiti macht nur eine Entwicklung vor Phase 4 nötig. Die Untergattungen zeigen wieder räumliche Scheidung, indem *Apoma* und *Mychostoma* auf Jamaika, *Gyraxis* und *Siphonolaemus* auf Ostkuba, *Liparotes*, *Strophina*, *Amphicosmia* und *Brevipedella* auf Haiti beschränkt sind. Nur *Brachypodella* zeigt weitere Verbreitung und muß darum älter sein, indem ihre typische Sektion Haiti bewohnt, während *Geoscala* und *Simplivervix* sich auf Jamaika finden.

Die Bulimuliden³³⁾, deren südamerikanische Unterfamilie der Orthalicinen neuerdings Strebel³⁴⁾ revidiert hat, haben ihr Hauptverbreitungszentrum entschieden in Südamerika, von wo sie im Zenoman über die Ozeanis Melanesien und Neuseeland erreichten. Die weiteste Verbreitung von allen Unterfamilien besitzen die Bulimulinen. Die meisten Gattungen sind allerdings auch bei ihnen südamerikanisch, aber sie greifen doch vielfach über die Grenzen der neotropischen Region hinweg. *Plekocheilus* ist im nördlichen Südamerika heimisch, greift aber auch nach den Kleinen Antillen St. Vincent und Sta. Lucia über, die er also vor dem Pliozän erreicht haben muß. Rein brasilisch sind *Auris* und *Oxychona*, auf das Amazonasgebiet beschränkt ist *Neopetraeus*. Die formenreichste Gattung bildet *Bulimulus* mit zahlreichen Untergattungen, denen wir uns nunmehr zuwenden müssen. Am weitesten im Süden ist *Bostriyx* heimisch, der aus Chile, Argentinien, Bolivien, Peru und Ecuador bekannt ist. Dann folgen in den Anden von Argentinien bis Ecuador *Scutalus* und in Chile und Peru *Plectostylus*. *Naesiotes* ist für die Galapagosinseln charakteristisch. In Brasilien lebt *Rhinus*, auf Fernando Noronha *Hyperaulax*, dem aber auch eine fossile Gattung aus dem Miozän von Florida zugeschrieben wird. *Protoptylus* hat sich vom tropischen Südamerika auch über Trinidad, Sta. Lucia und Martinique ausgebreitet. Besonders weit reicht *Bulimulus* s. str., der nicht bloß das ganze tropische Süd-

³³⁾ H. A. Pilsbry: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata X—XIV, 1896—1902.

³⁴⁾ H. Strebel: Revision der Unterfamilie der Orthalicinen. Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg XXVI, 1909, S. 1—191.

amerika von Argentinien an bewohnt, sondern auch Mittelamerika und Westindien. Weiterhin folgen *Sonorina* in Niederkalifornien und *Orthotomium* in Mexiko und dem Südwesten der Union. Das Vorkommen der Gattung auf den Galapagosinseln läßt es möglich erscheinen, daß die letzte Gattung schon in der Kreide über die westlich von Mexiko gelegene Landbrücke nach Nordamerika gelangt ist, während sie Mittelamerika wohl nicht vor dem Miozän erreichte. Die Gattung *Drymaeus* bewohnt ebenfalls das tropische und subtropische Nord- und Südamerika in zahlreichen Formen und ist wohl auch schon früh nach dem Norden gelangt, zum Teil auch über Westindien. Zu diesen amerikanischen Gattungen kommen nun zwei australische. *Bothriembryon* lebt im Süden von Westaustralien, in Südastralien und Tasmanien, *Placostylus* ist von Neuseeland, der Lord Howe-Insel, Neukaledonien, den Neuen Hebriden, Neuguinea, den Salomonen und Fidschi-Inseln bekannt und hat auf den neuen Hebriden noch die besondere Untergattung *Diplomorpha*. Die *Placostylus*-Arten lassen sich nach Hedley³⁵⁾ in zwei geographisch deutlich gesonderte Gruppen scheiden. Die eine bewohnt Neuseeland, die Lord Howe-Insel und Neukaledonien und zeichnet sich durch den Besitz von sehr massiven Schalen aus, so daß sie sich ganz unmöglich über das Meer ausbreiten konnten. Die zweite lebt auf Neuguinea, den Salomonen, Neuen Hebriden und Fidschi. Da auch sonst sich besonders bei den Mollusken und Oligochaeten Unterschiede zwischen den nördlichen und den südlichen Inseln ergeben, möchten wir mit Hedley annehmen, daß die Trennung der Neuen Hebriden und Fidschi-Inseln von Neukaledonien und Neuseeland sehr früh erfolgt ist, früher als die Trennung der letzteren voneinander. Wir möchten die Trennung an das Ende der Kreidezeit setzen, während die Isolierung der Neuen Hebriden ins Eozän, die von Neukaledonien ins Oligozän gehören dürfte. *Placostylus* muß so jedenfalls als Gattung auch bis in die Kreide zurückreichen, während *Diplomorpha* wohl nur bis zum Oligozän zurückgeht.

Die andern Unterfamilien der Bulimuliden gehören ganz der neotropischen Region an, nur *Oxystyla* hat sich von Westindien aus auch nach Florida ausgebreitet. Diese Gattung bewohnt auch sonst das ganze tropische Amerika. Auf Südamerika beschränkt ist *Orthalicus*, *Porphyrobae* sogar auf das nordwestliche Peru, während *Liguus* auch noch Westindien bewohnt. Die Unterfamilie ist also offenbar von dem atlantischen Südamerika ausgegangen und hat sich über Westindien nach Mittelamerika und Florida ausgebreitet, letzteres wohl kaum vor dem Neogen. Die gleiche Verbreitung möchten wir auch für die Amphibuliminen annehmen. Von ihnen ist *Peltella* brasilisch. Auch *Simpulopsis* ist in Brasilien heimisch, doch hat eine Art Trinidad erreicht und eine lebt in Nikaragua. Man möchte hier zunächst an eine Ausbreitung über

³⁵⁾ C. Hedley: Proc. Linn. Soc. New South Wales. VII, 1892, p. 337—338.

die mittelamerikanische Brücke denken, doch kommt auf den Großen Antillen und in Mexiko die Untergattung *Platysuccinea* vor und beweist, daß diese Gattung auch in Westindien heimisch war. Hier haben nur die abweichenden Formen die typischen ersetzt. *Gaeotis* von Puerto Riko und *Amphibulima* von den Kleinen Antillen zeigen dann noch weiter den Weg an, den die Unterfamilie genommen hat. Die Odontostominen endlich sind auf Südamerika östlich der Anden beschränkt und leben zumeist südlich des Amazonasstromes, so daß sie entschieden in Brasilien heimisch sind. *Odontostomus* hat sich von hier bis nach Patagonien ausgebreitet. Sonst ist nichts besonderes über sie zu sagen. Erwähnt sei nur noch, daß Pilsbry neuerdings auch den oben erwähnten *Hyperaulax* von Fernando Noronha zu den Odontostominen stellt.

Die Megaspiriden, die jetzt auf Brasilien und Queensland beschränkt sind, gingen nach Pilsbry³⁶⁾ vom Norden aus. Hier haben wir im europäischen Eozän *Eomegaspira*, die im Pariser und im Londoner Becken gefunden worden ist, dazu auch im Oligozän von London. Von den lebenden Gattungen finden sich *Callioneption* und *Megaspira* in Brasilien, *Perrieria* auf Neuguinea und *Coelocion* in Queensland, doch hat Pilsbry *Perrieria* wenige Jahre später zu den Achatiniden gestellt³⁷⁾. Doch macht dies für die Auffassung der Megaspiriden nichts aus. Diese sind ein Parallelzweig der Clausiliiden, der sich im Mesozoikum von ihnen abgespalten haben muß. Da die Clausiliiden sich ganz entschieden auf der europäischen Seite entwickelt und stark differenziert haben, so ist es nicht wahrscheinlich, daß inmitten ihres Gebietes dieser abweichende Typus sich hätte herausbilden können. Das muß eher im peripheren Gebiete geschehen sein und dafür könnten Asien und Nordamerika in Frage kommen. Asien war vom oberen Jura an von Europa getrennt. In diesem und der unteren Kreide hätten sich die Megaspiriden entwickelt und konnten dann in der oberen Kreide über das westliche Nordamerika nach Südamerika und über Rußland nach Europa gelangen. Dagegen hätte sie Australien nicht von dem Pliozän gelangen können, was entschieden zu spät für diese lückenhaft verbreitete Familie ist. So bleibt nur die Annahme einer nearktischen Heimat der Familie übrig. Im Unterjura konnten Clausiliiden auf die Nordatlantis gelangen. Auf ihr entwickelten sich im Malm im nordamerikanischen Gebiete die Megaspiriden, gelangten im Zenoman nach Südamerika und von hier über die Ozeanis nach Australien, in dem sie dann später wieder etwas zurückgedrängt wurden.

Es bleiben nun von den Holopoden nur noch die Heliciden³⁸⁾ übrig, formenreicher und verzweigter als irgend eine der bisher be-

³⁶⁾ H. A. Pilsbry: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata XVI, 1904, p. 175—204.

³⁷⁾ Ebend. XVIII, 1907, p. 36.

³⁸⁾ G. W. Tryon: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata III, 1887; IV, 1888, p. 1—119. H. A. Pilsbry: Ebend. IV, 1889, p. 120 ff.; V, 1890; VI, 1891; VII, 1892; VIII, 1893; IX, 1895.

sprochenen Familien. Für ihre Entwicklungsgeschichte hat neben Pilsbry³⁹⁾ besonders v. Jhering⁴⁰⁾ wichtige Beiträge geliefert. Die Heimat der ganzen Familie suchen wir am besten mit v. Jhering in Asien. Es erklärt diese Annahme am besten die geographische Verbreitung der einzelnen Abteilungen und außerdem ist es auch wahrscheinlicher, daß sich diese außerordentlich artenreiche Familie in einem besonderen Kontinente entwickelt hat, nicht im gleichen Gebiete, wie die andern verwandten Familien, als deren Heimat wir Nordamerika, Europa, Südamerika bez. Afrika ermittelt haben. Der räumlichen Sonderung müssen wir ja auf jeden Fall einen großen, differenzierenden und spezialisierenden Einfluß zuschreiben, ganz gleichgültig, auf welchem Standpunkte wir betreffs des Mechanismus der Entwicklung stehen. Diese Entwicklung der Heliciden muß aber schon bis in die Trias zurückreichen, wenn uns alle Phasen ihrer Ausbreitung verständlich werden sollen. Zunächst entwickelten sich in der Angaris die primitiven Protogonen oder Polygyrinen, die jetzt der gemäßigten Zone der Alten Welt vollkommen fehlen. Im unteren Jura gelangten sie jedenfalls in die Südatlantis, wo sie im Oberjura ihre spezielle Ausbildung erfuhren. Jetzt sind sie natürlich vielfach durch jüngere Formen zurückgedrängt, aber doch besonders in Rückzugsgebieten noch teilweise erhalten. So lebt in Südafrika *Dorcasia*, in Südamerika *Polygyratia*. Von letzterer ist die Untergattung *Solaropsis* mit einer Art auch nach Costa Rica gelangt, von größerem Interesse ist aber die sich ebenfalls hier anschließende Untergattung *Coxia* von Neuguinea und Neumecklenburg, die nur in der oberen Kreide von Südamerika aus über die Ozeanis in ihr heutiges Wohngebiet gelangt sein kann. Gleichzeitig bot sich aber den Polygyrinen auch Gelegenheit, nach Nordamerika einzudringen, unter Benutzung der westlich von Mexiko verlaufenden Landbrücke. So finden wir *Praticolella* in Texas und Nordmexiko, *Polygyrella* in der westlichen Union mit *Ammonitella* in Kalifornien. Die letzte Gattung *Polygyra* findet sich außer in Nordamerika auch auf den Bermudas, den Bahamainseln und Kuba. Da die Gattung bis nahe an die Hudsonbai reicht, so müssen wir in ihr entschieden ein nearktisches Element sehen und sie dürfte sich erst später, kaum vor dem Pliozän nach Westindien hin ausgebreitet haben. Die Untergattungen *Triodopsis* und *Stenotrema* sind übrigens ganz auf das nearktische Gebiet beschränkt. Von der ersten ist ja auch eine Art aus dem Untereozän Europas beschrieben worden, doch gehört diese nach Pilsbry zu der bei den Helicinen zu besprechenden Untergattung *Isognomostoma*. Aus Europa, Madagaskar, Indien und dem festländischen Australien sind bis heute noch keine Polygyrinen bekannt und es liegt auch kein zwingender Grund vor, hier ihr Vorhandensein in der Vergangenheit anzunehmen.

³⁹⁾ H. A. Pilsbry: Ebend. IX, 1895, p. XXXI—XLVI.

⁴⁰⁾ H. v. Jhering: System und Verbreitung der Heliciden. Verh. d. k. k. zool. botan. Gesellsch. Wien 1909, S. 282—302.

Auch in der Angaris dürften die Urpolygyrinen bald wieder verschwunden sein. Sie bildeten sich hier zunächst zu den Macroogonen oder Acavinen um, deren Verbreitung im Gegensatz zu den ersten mehr nach Süden und Südosten hin erfolgte. Noch im Oberjura müssen sie Australien erreicht haben. *Panda*, *Pedinogyra* von Queensland und Neusüdwaes, *Anoglypta* und *Caryodes* von Tasmanien zeigen, daß sich der Stamm hier zu bemerkenswerter Blüte entfalten konnte. Dagegen erreichte er nicht Neuseeland und hat sich auch in Melanesien nicht verbreiten können oder ist doch hier später wieder verdrängt worden. Möglicherweise ist *Pyrochilus* von Halmahera und Batjan ein letzter Überrest der melanesischen Acavinen. *Plectopylis* besiedelte hauptsächlich Hinterindien, wohl seit dem Jura. Weitere Angehörige der Unterfamilie breiteten sich über die Lemuris aus. Hier haben wir *Acavus* und *Cosilla* von Ceylon, *Stylodonta* von den Seychellen, *Helicophanta* und *Ampelita* mit *Poicilostylus* von Madagaskar. Außer den genannten wird noch *Macrocyclus* von Chile angegeben, deren Zugehörigkeit zu den Acavinen aber zweifelhaft ist. Gehört sie wirklich zu ihnen, so kommen zwei Ausbreitungswege in Frage. Sie könnte sich, wie die ganz ähnlich wie die Acavinen verbreiteten Parastaciden von Australien über die Antarktis nach Chile ausgebreitet haben. Dann ist aber ihr Fehlen auf Neuseeland auffällig. Oder sie könnte sich von Madagaskar aus entlang der Südküste der Südatlantis nach Südamerika verbreitet haben. Freilich fehlt sie auch in Südafrika. Immerhin erscheint uns die letztere Annahme die einfachere zu sein. Die sichere Entscheidung könnte nur dadurch erbracht werden, daß man feststellt, ob *Macrocyclus* den australischen oder den madagassischen Formen näher steht. Darüber finden wir aber bei Pilsbry keine näheren Angaben.

Ebenfalls aus den Polygyrinen gingen im nördlichen Südamerika die Teleophallogonen oder Sagdinen hervor, die so gut wie ganz auf die neotropische Region und zwar auf Westindien beschränkt sind. Sie sind also wohl von Guayana aus auf die antillische Halbinsel gewandert oder haben sich auch auf dieser selbst entwickelt. *Sagda* und seine Untergattung *Hyalosagda* sind auf Jamaika beschränkt, die Untergattung *Odontosagda* ist Kuba mit Haiti gemeinsam. Sie muß demnach bis in Phase 3 der jüngsten Geschichte Westindiens, also bis in das Miozän zurückreichen, was recht wohl möglich ist. Auch die zweite Gattung *Thysanophora* ist auf Westindien vertreten. Ihre Untergattung *Zaphysema* ist ebenfalls auf Jamaika heimisch. *Thysanophora* bewohnt auch noch Bermuda, Florida und die Golfstaaten, wohin sie sich im Pliozän von Kuba und Südflorida aus verbreitet haben muß.

Die Epiphallogonen oder Camoeninen, die nach Pilsbry ebenfalls aus den Polygyrinen hervorgegangen sind, scheinen wieder ein nördlicher, angarischer Zweig der Heliciden zu sein, dessen Ausbreitung wir in die Kreidezeit versetzen möchten. Sie haben sich zunächst in zahlreichen Formen nach dem Süden bis

Australien ausgebreitet. Diese Ausbreitung muß nach der der Acavinen erfolgt sein, also vielleicht ganz am Anfange der Kreidezeit, so daß diese besonders in Melanesien von den jüngeren Formen verdrängt wurden. Die Verbreitung der Gattungen ist z. T. eine sehr große, am größten wohl bei *Ganesella*, die von Japan und China bis Indien, Sumatra und den Philippinen reicht und an die sich wahrscheinlich noch *Coliolus* von Neuguinea als Untergattung anschließt. Von den andern Gattungen reicht am weitesten nach Norden *Camoena*, die in Hinterindien heimisch ist, ebenso wie ihre Untergattungen *Neocelopsis* und *Camoenella*, letztere auf die Insel Hainan beschränkt. Dagegen gehört *Phoinicobius* den Philippinen und *Pseudobba* Celebes an. Die Ausbreitung der Gattung *Camoena* ist also offenbar über die Philippinenbrücke erfolgt. Sie muß dem Jungtertiär angehören, und zwar jedenfalls dem Miozän, da unmittelbar nach diesem Celebes isoliert worden ist. Als nächste Gattung schließt sich *Chloritis* an, die von Südchina bis Nordaustralien und zu den Salomonen reicht. Die typische Gattung ist allerdings nur von Celebes bis Neuguinea heimisch. In Hinterindien, Sundanesien und auf den Philippinen tritt dafür *Trichochloritis* ein. Papuanisch ist *Sulcobasis*, papuanisch-nordaustralisch *Austrochloritis*. Bei dieser Gattung ist es schwer zu sagen, ob sie sich von Hinterindien nach dem Süden oder von Neuguinea ausgebreitet hat, doch ist das letztere wahrscheinlicher. Jedenfalls hat die Ausbreitung im Pliozän stattgefunden. Ganz ähnliche Verbreitung zeigen noch zwei weitere Gattungen. *Obba* bewohnt die Philippinen, Nord-Celebes, Ceram und Halmahera. Die Untergattung *Oreobba* von den Nikobaren beweist aber, daß sie früher weiter verbreitet gewesen ist, wahrscheinlich in Hinterindien oder auch in Sundanesien. Die Heimat dieser Gattung liegt wohl sicher in Hinterindien. *Planispira* bewohnt Südcelebes, die Molukken und Neuguinea, ebenso die Untergattung *Cristigibba*. Auf den Sundainseln vertritt sie *Trachia*, in Australien *Angasella*. Endlich ist auch *Thersites* noch indisch-australisch, eine Gattung, die nach Pilsbry mit *Chloritis* aus einem Stamme entsprossen ist. *Thersites* s. str. und *Xanthomelon* sind in Australien heimisch. Doch kommt die Sektion *Sphacrospira* des ersteren auch auf Neuguinea vor. Die Untergattung *Rhagada* reicht sogar von Nordaustralien bis zu den Sundainseln. Wir müssen also wohl annehmen, daß aus den am Beginne der Kreidezeit nach dem Süden gelangten Camoeninen sich in Nordaustralien und Neuguinea die Gruppe *Thersites-Chloritis* entwickelte. Während der späteren Isolierung differenzierten sich beide Gruppen, konnten sich aber im Pliozän wieder miteinander vermischen und zugleich auch nach Indien hin ausbreiten. Dann ist aber auch bei *Planispira* eine ähnliche Entwicklung wie bei *Chloritis* wahrscheinlich. Sicher auf Neuguinea heimisch muß *Papuina* sein, die mit *Dendrotrochus* von Halmahera bis zu den Neuen Hebriden reicht, und *Albersia* von Neuguinea und den Molukken. Ein anderer Zweig der Camoeninen fand im

Zenoman den Weg nach Nordamerika, wo er aber seitdem wieder ausgestorben ist und im Miozän über Westindien Südamerika erreichte. Er ist dabei jedenfalls von Mittelamerika ausgegangen, ähnlich wie die noch zu besprechenden Cepolinen. Die Gattung *Polydontes* ist ganz auf Westindien beschränkt, davon *Polydontes* s. str. auf Kuba, *Parthena* auf Haiti, *Eurycratera* auf Jamaika. Die Untergattung *Zaphrysia* gehört Kuba und den Bahamas an, *Luquillia* Haiti und Puerto Riko. Beide brauchen deshalb nur bis an den Beginn des Pliozän (Phase 4) zurückzureichen. Die weiteste Verbreitung hat *Thelidomus*, der von Java, Puerto Riko und den Kleinen Antillen bekannt ist. Er muß also schon bis zur zweiten Phase zurückreichen. Auffällig ist das Fehlen in Haiti. Da eine direkte Verbindung zwischen Puerto Riko und Jamaika undenkbar ist, muß diese Untergattung mindestens früher in Haiti gelebt haben. Die zweite Gattung *Pleurodonte* ist ebenfalls in Westindien weit verbreitet. Von den Untergattungen lebt *Pleurodonte* s. str. auf Jamaika, *Caraculus* auf Kuba, Haiti und Puerto Riko (Phase 3), *Caprinus* auf den Kleinen Antillen, *Gonostomopsis* speziell auf Martinique. Zwei weitere Untergattungen sind aber weiter bis Südamerika vorgedrungen, in dessen Norden sich *Labyrinthus* findet, während *Isomeria* Columbia und Ecuador bewohnt.

Die höchststehende Unterfamilie der Heliciden sind nach Pilsbry die Belogonen oder Helicinen, mit denen allein sich v. Jherings Untersuchung befaßt. Sie mögen sich während der Kreidezeit in der Angaris aus Camoeninen entwickelt haben, an deren Stelle sie hier wie in Nordamerika getreten sind. Sie sind bei weitem formenreicher als alle anderen Unterfamilien, haben sich aber nicht über alle Kontinente ausbreiten können und es wurde die aethiopische und australische Region nur in ihren Randgebieten, die madagassische überhaupt nicht erreicht. In bezug auf die Entwicklungsgeschichte weichen die Ansichten von Pilsbry und v. Jhering einigermaßen voneinander ab, doch sind sie nicht miteinander ganz unvereinbar. Da Pilsbry mehr Einzelheiten gibt, folgen wir zunächst seinen Ausführungen. Nach ihm haben sich zunächst die Euadenien entwickelt, unter denen wir einen amerikanischen und einen asiatischen Zweig unterscheiden können. Der erste, v. Jherings Cepolinen, ist offenbar in der oberen Kreide nach Nordamerika gelangt. Diese Stammformen sieht v. Jhering als Hygrominen an, die zu den nach Pilsbry jüngeren Siphadeniern gehören. Jedenfalls waren es primitive Formen, aus denen wahrscheinlich die beiden Pilsbry'schen Stämme nebeneinander entsprossen sind. Die Entwicklung der Cepolinen scheint im südlichsten Nordamerika, in Mittelamerika vor sich gegangen zu sein. Hier sitzen auch heute noch eine Anzahl ihrer Gattungen, so *Glyptostoma* in Südkalifornien und von Britisch-Kolumbien südwärts die Untergattungen *Micrarionta*, *Helminthoglypta* und *Moenadenia* von *Epiphragmophora*. An sie schließt sich im tropischen Mexiko *Trichodiscina*, und weiterhin reicht *Epiphragmophora* über

ganz Südamerika bis Argentinien. Den Weg der Ausbreitung zeigen einige weitere Gattungen an. *Lysinoë* reicht von Texas bis Honduras, *Polymita* lebt auf Kuba, *Cepolis* in zahlreichen Untergattungen in ganz Westindien. Diese sind z. T. lokal, so finden sich *Cepolis* s. str. auf Haiti, *Jeanneretia* und *Cysticopsis* auf Kuba, *Dialeuca* auf Jamaika. *Coryta* ist Kuba mit Haiti gemeinsam (Phase 3), *Hemitrochus* Kuba mit den Bahamas und Florida (Phase 4), *Plagioptycha* den Bahamas, Haiti und Puerto Riko. Die letzte Gruppe mußte bis Phase 2 zurückreichen, wenn sie nicht auch früher auf Ostkuba gelebt hätte. Der Weg der Cepolinen ist also wahrscheinlich über Westindien nach Südamerika gegangen. Wenn die Gattung *Oxychona* das tropische Südamerika und Mittelamerika bis Mexiko bewohnt, so handelt es sich hier vielleicht um eine Rückwanderung auf der mittelamerikanischen Brücke.

Einen zweiten Zweig der Euadenier bilden die Helicostylinen. Sie haben sich in Südasien entwickelt, wo sie heute noch heimisch sind. Hier reicht *Pupisoma* von Indien bis Borneo und den Philippinen, *Chalepotaxis* bewohnt Hinterindien, *Aulacospira* und *Chloraea* sind auf den Philippinen heimisch. Auch *Helicostyla* hat hier seine Heimat. Nicht weniger als 20 seiner 22 Untergattungen leben auf dieser Inselgruppe. Nur zwei, *Crystalloopsis* und *Papustyla*, sind ostwärts vorgedrungen und haben die Molukken, Neuguinea und die Salomonen erreicht. Diese Ausbreitung kann nur im Pliozän erfolgt sein und auch die Besiedelung der Philippinen können wir kaum vor dem Miozän annehmen. An die Helicostylinen schließen sich die Eulotinen eng an, die man oft als besondere Familie von den Heliciden abgetrennt hat, wie dies z. B. Kobelt tut. Auch sie sind entschieden in Asien heimisch. Von den Untergattungen von *Eulota* finden sich *Pseudiberus* und *Mastigeulota* in Innerasien, *Colloglypta* und *Euhadra* in Ostasien, *Armandia* und *Cathaica* in beiden Unterregionen. *Mandarina* hat sich auf den Benininseln entwickelt. Von Ostasien bis Sundanesien vorgedrungen sind *Plectotropis* und *Aegista*. *Tricheulota* besiedelt die Philippinen. Sie umfassen die Hauptmasse aller ostasiatischen Heliciden. Nur eine einzige Untergattung hat Europa erreicht, *Eulota* s. str., die aber doch auch Indien noch bewohnt. In Mitteleuropa ist sie häufig vertreten (*Eulota fruticum*) und bewohnt auch die Pyrenäen, Alpen, das dinarische und Balkangebiet, Krim, Kaukasus und Nordkleinasien, fehlt aber im Gebiete des Mittelmeeres. Die Ausbreitung nach Europa dürfte ziemlich neu sein. Sie ist wohl erst erfolgt, als am Beginne des Miozän das obische Meer Land wurde, das bisher Asien und Europa voneinander trennte. Im Mittelmeergebiete wird *Eulota* ersetzt durch *Leucochroa*, die, wenn auch lückenhaft, doch im Osten wie im Westen zu finden ist. Bemerkenswert ist aber ihr Fehlen auf dem Festlande Italiens und der Balkanhalbinsel. Sie hat sich offenbar weiter südlich ausgebreitet, wahrscheinlich am Gestade des pliozänen Mittelmeeres, das südlich von Kreta verlief, so daß wir

Leucochroa z. B. jetzt in Aegypten, Palästina, Syrien, Kilikien, Südkleinasien, Cerigotto, Malta, Sizilien, Sardinien finden, aber nicht nördlich dieser Linie, während sie weiter westlich bis Südfrankreich vordringt.

Wenden wir uns nun den Siphonadeniern zu, so sind unter diesen die Hygrominen nach v. Jhering die primitivsten. Sie sind nach ihm, wie schon erwähnt, von Asien ausgegangen und gelangten von hier in der oberen Kreide nach Europa. Hier entwickelten sich aus ihnen die Helicinen s. str. und die Helicellinen. Im Miozän kamen die letzteren auch nach Nordasien und von hier vielleicht im Pliozän nach dem westlichen Nordamerika. Auch Afrika wurde erst um diese Zeit von den genannten drei Gruppen erreicht. Sehen wir uns nun die Gattungen im einzelnen etwas näher an, zunächst *Hygromia*. Ihre Verbreitung weist allerdings nicht so entschieden nach Asien, wie das v. Jhering annimmt, immerhin mag ihr Grundstock von diesem Festlande ausgegangen sein. In Asien finden sich nämlich heute nur die Untergattungen *Metodontia* von Ostasien und *Dibothrion* von Nordasien, welch letztere auch in Osteuropa vorkommt. Sonst sind ihre Untergattungen europäisch bez. mediterran. So ist *Metafruticicola* (*Cressa*) auf die griechischen Inseln vom Peloponnes bis Kypern beschränkt und offenbar in Kreta heimisch, von wo sie sich vor dem Pliozän ausgebreitet haben muß. *Latonia* bewohnt Kleinasien, Armenien und den Kaukasus, *Perforatella* besonders Osteuropa, *Fruticicola* das nichtmediterrane Europa. Andere Formen sind über ganz Europa verbreitet. Die Hauptentwicklung hat also auch *Hygromia* auf europäischem Boden erfahren. Nach Asien greift auch *Helicodonta* herüber, indem seine Untergattung *Moellendorffia* Südchina und Tongking bewohnt und *Helicodonta* s. str. auch von Ostasien angegeben wird. Doch ist die letztere auch in Europa zu finden, wo sich auch die anderen Untergattungen entwickelt haben. Meist zeigen sie beschränkte Verbreitung. *Drepanostoma* gehört der Lombardei an, *Aspasita* wohnt vom Banat bis zur Tatra, *Trissexodon* in den Westpyrenäen. *Caracollina* ist von den Kanarischen Inseln und dem britischen Gebiete, aber auch von Griechenland bekannt, eine eigentümlich lückenhafte, aber nicht seltene Verbreitung, die auf die Zeit vor der Bildung der Apenninenhalbinsel, also auf das Alttertiär zurückgehen dürfte. Endlich gehört hierher noch die fossile Untergattung *Klikia* aus dem Miozän.

Helicella (*Xerophila*) ist ganz vorwiegend mediterran, aber auch in dem alpinen Gürtel noch zahlreich vertreten und selbst in Mitteleuropa nicht ganz fehlend. Sie ist nach Pilsbry erst spät hierher gelangt. Daß sie sich besonders weit südlich entwickelt hat, geht schon daraus hervor, daß sie nach Pilsbry als einzige der Siphonadenier Abessinien erreicht hat. Hier kommt die Untergattung *Lejeania* vor, die sonst auch noch in Nordarabien heimisch ist. Ihr stehen *Platytheba* von Syrien und Armenien und die weiter verbreitete *Theba* (*Carthusiana*) nahe, die im ganzen Verbreitungs-

gebiete der Gattung zu finden ist. Verschiedene Untergattungen sind ganz lokal entwickelt, so *Xerocressa* in Syrien, *Xeroleuca* in der Barberei, *Xerocampylaea* von Bosnien bis zum Banat, *Ochthe-phila* von den makaronesischen Inseln, *Xeroptychia* von Syrien und Ägypten. Ganz auf Madeira beschränkt ist die Gattung *Geomitra* mit ihren acht Untergattungen. Sie hat sich jedenfalls erst nach der Isolierung Madeiras im Miozän entwickelt. Nur auf den Balearen findet sich *Allognathus*, mit einer einzigen Art *A. graellsii*. Er mag nur bis ins Quartär zurückreichen, da erst in diesem sich die Balearen vom Festlande getrennt haben. Eine sehr interessante makaronesische Gattung ist *Leptaxis*. Die typische Untergattung lebt auf den Azoren, Madeira und den Kap Verdischen Inseln, *Lampadia* auf Madeira und den Kanarischen Inseln, *Pseudocampylaea* auf Porto Santo bei Madeira. Auch diese Spezialisierung spricht dafür, daß letztere Insel sich spätestens im Pliozän von Madeira getrennt hat. Die ganze Gattung muß dagegen noch älter sein. Sie muß von der Lusitanis her in das makaronesische Gebiet eingewandert sein und steht wohl den Vorfahren von *Allognathus* nahe. Europäisch mediterran ist wieder die Gattung *Helicogona*, die von den Pyrenäen und Griechenland bis England und Schweden wohnt und also ganz entschieden in Mitteleuropa heimisch ist. Von ihren Untergattungen findet sich *Fruticocampylaea* ausschließlich im Kaukasus und seinen Nachbargebieten und muß hier heimisch sein. Eigenartig ist die Verbreitung von *Tacheocampylaea*, die nur auf Korsika und Sardinien vorkommt und sich auf der alten Tyrrhenis entwickelt haben muß wie *Fruticocampylaea* auf der Kaukasis. *Isognomostoma* ist von Europa seit dem Miozän auch nach Nordasien vorgedrungen, lebte aber schon im Untereozän in jenem, wo zu ihr eine angebliche *Triodopsis*-Art gehört. Auch sonst ist die Gattung durch mehrere fossile Untergattungen vertreten, die aber kein besonderes geographisches Interesse bieten, ebensowenig wie einige weitere fossile Gattungen. Von Bedeutung ist endlich die Gattung *Helix*. Wir gehen auch hier nur auf die Gruppen mit charakteristischer Ausbreitung ein. *Eremina* bewohnt die Wüstengegenden Nordafrikas und kann erst im Pliozän hierhin gelangt sein. *Hemicycla* ist auf den Kanarischen Inseln heimisch. *Levantina* bewohnt hauptsächlich Vorderasien von Rhodos über Südkleinasien bis zum Kaukasus, Persien und Palästina, wo sie besonders artenreich ist. *Iberus* ist tyrrhenisch-lusitanisch. Er bewohnt Portugal, Gibraltar, Nordmarokko, die Balearen, Korsika, Sardinien, Sizilien und Teile Italiens, mit der Maximalartenzahl auf Sardinien und Westsizilien. Er muß also aus einer Zeit stammen, in der diese beiden Gebiete noch zusammenhängen, was etwa im Miozän der Fall gewesen sein dürfte. Dem *Iberus* steht *Macularia* von den Seealpen sehr nahe, ist nach Pilsbry sogar wahrscheinlich mit ihm zu vereinigen. *Otala* entwickelte sich in Spanien, bewohnt aber auch den Norden der Barberei. Ihre Verbreitung ist darum besonders bemerkenswert, weil die Ver-

breitung ihrer Arten gar nicht der heutigen Verteilung von Land und Meer entspricht. *O. lactea* lebt in Portugal, Andalusien und Marokko, *O. punctata* in Aragonien bis Valencia, auf den Balearen und im westlichen Algerien. Beide müssen sich ausgebreitet haben, als die Meerenge von Gibraltar noch nicht bestand. Die gleiche Verbreitung zeigt auch *Iberus scherzeri* (Gibraltar, Nordmarokko) und die ebenfalls zu *Helix* gehörige *Euparypha planata* (Jones, Südmarokko). Die Heimat von *Otala* ist jedenfalls die Iberis, die Insel, die einst das jetzige spanische Hochland bildete. *Dupotetia*, *Alabastrina*, *Gaetulia* und *Massylaea* haben sich in der Berberis entwickelt. *Codringtonia* ist in Kleinasien heimisch, *Isauria* besonders im Süden des gleichen Gebietes, und ähnliche kleinere Gruppen gibt es noch mehrere. Daneben ist *Tachea* wieder über das ganze Gebiet von *Helix* verbreitet. Alle diese Verbreitungen erfordern aber kein besonders hohes Alter, sondern lassen sich sämtlich durch die wechselnden Verbindungen des jüngeren Tertiär erklären.

Alle bisher genannten Siphonadenier gehören der Alten Welt und zwar fast ausschließlich der paläarktischen Region an. Nur für zwei Gattungen gibt Pilsbry ein Vorkommen in Nordamerika an, für *Acanthinula* und *Vallonia*. Doch stellt er diese später in einer besonderen Familie zu den Orthurethren, bei denen wir sie schon erwähnt haben.

d. Agnathomorphen.

Wie aus den Aulacopoden die Agnathen, sind nach Pilsbry aus den Holopoden die *Agnathomorphen* hervorgegangen. Es handelt sich dabei um ein auffälliges Beispiel paralleler Entwicklung ohne direkte Verwandtschaft, um eine morphologische aber nicht phylogenetische Zusammengehörigkeit. Als erste Familie erwähnen wir die Glandiniden oder Oleaciniden⁴¹⁾, die im Palaeogen mindestens schon über die nördliche Südatlantis und über Europa verbreitet waren. Die Beziehungen und Verbreitungen der verwandten Familien machen es wahrscheinlich, daß sie sich in der alten Welt, aber im Süden entwickelten, also vielleicht in Nordafrika. Von hier müssen sie dann spätestens in der oberen Kreide oder im untersten Eozän entlang dem Nordrande der Südatlantis sich nach Südamerika ausgebreitet haben, sicher nicht erst im Pliozän, in dem diese Brücke nicht mehr bestand. Sie haben sich hier hauptsächlich im Norden der neotropischen Region ausgebreitet. Am weitesten reicht *Englandina*, von Brasilien bis Texas, Florida und Südkarolina. Die Einwanderung in das nearktische Gebiet erfolgte sicher erst im Pliozän. Die Untergattungen *Laeviglandina* und *Varicoglandina* sind ganz auf Mittelamerika bez. Mexiko beschränkt. Rein mittelamerikanisch sind auch *Streptostyla* (Mexiko bis Costa Rica), *Salasiella* (Guatemala, Mexiko) und

⁴¹⁾ H. A. Pilsbry: *Manual of Conchology*. 2. ser. Pulmonata XIX, 1908, p. XIII—XIV, 1—210.

Oryzosoma (Yukatan). Andere Gattungen sind Mittelamerika mit Westindien gemeinsam, ein Hinweis auf die miozäne Landverbindung beider Gebiete. So leben *Pseudosubulina* und *Spiraxis* außer in Westindien auch in Mexiko, und zwar von letzterer Gattung die Untergattung *Volutaxis*. Die andern Untergattungen sind rein westindisch. Auf Westkuba hat sich wohl *Glandinella* (Pinos Insel) entwickelt, in Ostkuba *Biangulaxis*, auf Jamaika *Spiraxis* s. str. und *Euspiraxis*. *Sigmataxis* ist von Jamaika und Haiti bekannt, muß also schon aus einer früheren Phase stammen, als dies bei den anderen nötig wäre. Daß die Gattung ursprünglich wohl auch das südamerikanische Festland bewohnte, geht daraus hervor, daß eine letzte Untergattung *Ravenia* noch heute auf Curaçao lebt. Wie *Glandinella* ist auch die Gattung *Rectoleacina* auf Westkuba heimisch. *Oleacina* bewohnt Haiti, Kuba und die Bahamas und muß also aus der Zeit des Zusammenhanges der beiden ersten Gebiete stammen (Phase 2). Das gleiche gilt auch von *Varicella*. Deren typische Untergattung ist von Jamaika, Kuba, Haiti und Puerto Riko bekannt. Die anderen hierher gehörigen Untergattungen mögen nach ihrer Verbreitung meist jünger sein. *Laevavaricella* gehört allerdings Puerto Riko und den Kleinen Antillen an (Phase 2), aber die andern sind alle auf eine Insel beschränkt, *Varicellula*, *Varicellaria* und *Varicellina* auf Jamaika, *Varicellopsis* und *Varicellidea* auf Haiti. Weit verbreitet muß die vorwiegend westindische *Richardiella* gewesen sein, da sie sich auch bei Panama findet. Dagegen ist das Vorkommen in Südflorida nichts auffälliges, da dieses ja lange Zeit (bis Phase 5) mit den Bahamas zusammengehangen haben muß.

Der altweltliche Stock der Oleaciniden tritt nach Pilsbry bereits in der Kreide fossil in Europa auf. Eine Landbrücke hat allerdings um diese Zeit Europa und Afrika nicht verbunden, doch kann dies nicht gegen einen südlichen Ursprung der Familie sprechen, da sie auch von einer europäischen Heimat aus um diese Zeit hätte müssen den mediterranen Gürtel überschreiten. Sie muß also dabei Inseln benutzt haben, am wahrscheinlichsten die Lusitanis, Iberis, Baetis und Berberis, denn eine Zurückdatierung der Familie bis zum Jura ist nicht recht wahrscheinlich. Die meisten fossilen Arten lebten vom Eozän bis zum Pliozän. Heute ist nur noch die den fossilen Formen nahestehende Gattung *Poiretia* vorhanden mit der hauptsächlich über Algerien, Sizilien, Süditalien, Dalmatien und Griechenland verbreiteten einzigen Art *P. algira*. Diese Verbreitung entspricht ganz auffällig einer neogenen Landbrücke zwischen dem Atlas und dem Balkangebiet, die sich auch sonst vielfach in der Tier- und Pflanzenverbreitung bemerkbar macht. Übrigens läßt sich die Art in eine Anzahl Unterarten auflösen, die von Westen nach Osten in der Reihe folgen: *P. a. dilatata* (Algerien, Sizilien, Süditalien), *P. a. sricula* (Sizilien), *P. a. delesserti* (Korfu), *P. a. marginata* (Kreta) und endlich *P. a. mingrelica* in Transkaukasien, letztere ein ganz isoliertes Vorkommen, das auf

die früher weitere Verbreitung der Gattung hinweist und in Verbindung mit den fossilen Arten zeigt, daß diese Gattung sich jedenfalls in Europa entwickelt hat und Sizilien und Algerien erst im Pliozän erreichte.

Die Streptaxiden⁴²⁾ scheinen nach ihrer Verbreitung von der Südatlantis ausgegangen zu sein. Indien erreichten sie vielleicht erst im Pliozän, sind doch die Gattungen *Ennea*, *Streptostele*, *Streptaxis* alle auch zugleich in der äthiopischen und der madagassischen Region zu finden. Diese Übereinstimmung bezieht sich zumeist auch auf die Untergattungen. So ist bei *Ennea Euneastrum* nur tropisch-äthiopisch. Dagegen lebt die auch orientalische *Gulella* auch in der äthiopischen Region und auf den Komoren. *Uniplicaria* findet sich in Afrika, Madagaskar und Vorderindien, *Neviella* in Westafrika, auf den Komoren und in Hinterindien, *Huttonella* in Südafrika, auf den Komoren, auf Sokotra, in Vorderindien mit Ceylon und Hinterindien. Das zeigt deutlich an, daß diese Gattung von Afrika ausgegangen ist und erst spät die madagassische und die orientalische Region erreicht haben kann. Außerdem steht die Gattung der Gattung *Gibbus* nahe, die fast ganz auf die äthiopische und madagassische Region beschränkt ist. Von ihr findet sich *Panamaella* auf Sokotra, *Edentulina* in West- und Ostafrika und der ganzen madagassischen Region, *Gonospira* auf den Seychellen und Maskarenen (die Art von den Kanarischen Inseln ist sehr zweifelhaft), *Plicadomus* und *Goniodomus* auf Mauritius, *Gibbus* s. str. auf Bourbon. Aus demselben Stamme, aus dem in Afrika *Ennea* entsproß, ist in Madagaskar offenbar *Gibbus* hervorgegangen, um erst später Afrika zu erreichen. Als dritte hierher gehörige Gattung ist endlich noch *Diaphora* von Hinterindien, Borneo und den Philippinen anzuschließen. Auch diese Gattung braucht aber keiner früheren als der pliozänen Einwanderung zu entstammen, wie ihre geringe und dabei doch geschlossene Verbreitung andeutet. *Streptostele* zeigt eine ähnliche Verbreitung wie *Ennea*. Die typische Untergattung ist auf Westafrika und die Komoren beschränkt. *Elma* findet sich in Westafrika, auf den Komoren und Seychellen, sowie auf Formosa. Auch hier kommt nur eine afrikanische Heimat in Frage.

Weiter verbreitet ist *Streptaxis*: Brasilien, tropisches Afrika, Seychellen, Hinterindien. Auch hier weist die Verbreitung auf die Südatlantis als Heimat hin. Auch die Untergattung *Odontartemon* findet sich ganz ähnlich verbreitet in Brasilien, Westafrika, auf Rodriguez, in Süd- und Hinterindien. Die Verbreitung ist sehr lückenhaft und deutet ein etwas höheres Alter dieser Gruppe an. Daß die Heimat von *Streptaxis* mehr nach Südamerika hin lag, scheint auch daraus hervorzugehen, daß nahe verwandte Gattungen Beziehungen zu Australien aufweisen. So findet sich der neotropische *Artemon* außer in Ostafrika auch auf den Salomonen, was sich

⁴²⁾ G. W. Tryon: Manual of Conchology. 2. ser. Pulmonata I, 1885, p. 53—113. — H. A. Pilsbry: Ebend. XIX, 1908, p. X.

kaum anders als durch die Benutzung der ozeanischen Landbrücke erklären läßt. Dann dürfte aber auch die Verbreitung von *Discartemon* hierauf zurückzuführen sein, der außer im tropischen Südamerika auch in Kambodscha gefunden worden ist. Hierher dürfte er dann erst im Pliozän gelangt sein. Die ersten Streptaxiden mögen im Jura nach Südamerika gelangt sein, wo sie sich bis zur Kreidezeit weiter entwickeln und dann nach Australien und Indien weiter verbreiten konnten. Andere Gattungen zeigen beschränktere Verbreitung, so *Guestieria* auf Columbien, *Obeliscella* auf das aethiopische Arabien.

Die übrigen Familien der Agnathomorphen sind nicht sehr formenreich und verbreitet, am ehesten noch die Rhytididen⁴³⁾. Sie finden sich in weitaus der größten Zahl in der australischen Region. *Rhenea* (*Elaea*) und *Schizoglossa* sind auf Neuseeland beschränkt, letztere Gattung speziell auf dessen Nordinsel. Man hat diese Gattung früher an *Daudebardia* angeschlossen, doch handelt es sich bei dieser Ähnlichkeit nur um Konvergenz. *Paryphanta* lebt auf Australien und Neuseeland, *Rhytida* auch auf Tasmanien, Neukaledonien und den Loyalty-Inseln, *Diplomphalus* wird von Neukaledonien, den Loyalty-Inseln und Australien angegeben. Außerdem könnte hierher *Coxia* von Neuguinea gehören, die Pilsbry früher zu den Polygyrinen stellte. Alle diese Gattungen beweisen, daß die Familie schon lange in Australien ansässig sein muß. Nun kommt aber als weit entlegenes Glied der Familie noch *Natalina* (*Aërope*) von Südafrika dazu und zeigt, daß es sich nicht etwa um eine spezifisch australische Familie handelt, sondern eher um eine gondwanische. Ob allerdings die Gondwanis in ihrer alten breiten Ausdehnung von Afrika bis Australien als die Heimat der Familie anzusehen ist und diese damit mindestens bis zur Trias zurückreicht, ist noch keineswegs ausgemacht. Auch noch die Landverhältnisse des Jura würden die Verbreitung der Familie zu erklären gestatten, da damals noch eine zusammenhängende Landbrücke von Afrika über Indien nach Australien führte.

Die Aperiden sind mit ihrer einzigen Gattung *Apera* auf Südafrika beschränkt und wir haben keinen Grund zu der Annahme, daß sie jemals irgendwo anders gelebt hätten. Die Circinariiden endlich finden sich mit ihren beiden Gattungen *Circinaria* und *Scolodonta* in der neotropischen Region und sind wohl auch in ihr heimisch. Die Entwicklung der Agnathomorphen scheint also ganz allgemein der Holonotis anzugehören, wie die der Agnathen der Holarktis. Und wie diese dort speziell in Europa heimisch waren, so weist bei den Agnathomorphen die Verbreitung auf Afrika als Zentrum, wo in der tropischen Mitte die Streptaxiden, im Norden die Oleaciniden, im Süden die Aperiden, nach Osten hin die Rhytididen, nach Westen die Circinariiden sich ent-

⁴³⁾ G. W. Tryon: *Manual of Conchology*. 2. ser. *Pulmonata* I, 1885, p. 113—131. — H. A. Pilsbry: *Ebend.* XIX, 1908, p. XI.

wickelt haben mögen, unseres Erachtens eine viel natürlichere und einfachere Annahme, als wenn man alle diese Formen von Europa herleiten will, wo nur eine einzige in wenigen Formen vertreten ist.

3. Zusammenfassung der Pulmonaten.

Nachdem wir so auf die Verbreitung der wichtigeren Pulmonaten und auf die aus ihr zu ziehenden Schlüsse im einzelnen eingegangen sind, geben wir nun im Folgenden zunächst eine summarische Übersicht über die mutmaßlichen Heimatgebiete der einzelnen Familien und Unterfamilien, wo sie zumeist etwa in der Trias und im Jura sich entwickelt oder doch aufgehalten haben mögen. Wir verteilen die Familien dabei auf zwei Reihen. Die erste umfaßt die in der Holarktis, die zweite die in der Holonotis heimischen Formen, beide durch den mediterranen Gürtel geschieden, der in Palaeozoikum, Mesozoikum und im Unter- und Mittel-tertiär eine so wichtige Rolle gespielt hat und nur zeitweilig von Landbrücken unterbrochen war, die einen Faunenaustausch zwischen den nördlichen und den südlichen Kontinenten ermöglichten.

Nordische Formen.

Südliche Formen.

1. Basommatophoren:

Auriculiden (Nordatlantis)
Siphonariiden ?
Limnaeiden (Eurasien)
Ancyliiden ?
Planorbiden (Angaris)
Physiden ?

Amphiboliden (Australien)
Siphonariiden ?
Chiliniden (Südamerika)
Ancyliiden ?
Physiden ?

2. Soleoliferen:

Rathousiiden (Angaris)

Vaginuliden (Südatlantis)
Oncidiiden (Gondwanis)

3. Orthurethren:

Valloniiden (Nordatlantis)
Eniden (Angaris)
Ferrusaciden (Palaearktis)

Partuliden (Westozeanien)
Tornatelliden (Mittelozeanien)
Amastriden (Ostozeeanien)
Achatinelliden (Nordozeeanien)
Pupilliden ?

Pupilliden ?

4. Heterurethren:

Succineiden ?

Succineiden ?

5. Aulacopoden:

Limaciden (Europa)
Ostracolethiden (Angaris)
Parmarioniden (Angaris)
Vitriniden (Angaris)
Parmacelliden (Nordatlantis)

Janelliden (Australien)
Urocycliden (Afrika)

- Zonitiden: *Zonites* (Nordatlantis)
 Zonitiden: *Trochomorpha* (Angaris)
 Selenitiden (Nordamerika)
 Naniniden (Angaris)
 Arioniden (Angaris)
 Philomyceiden (Angaris)
 Endodontiden: *Punctum* ? Endodontiden: *Laoma* (Austr.)
 „ *Pyramidula* (Nordatlantis) „ *Amphidoxa* (Südatlantis)
 „ *Phasis* (Afrika)
 „ *Endodonta* (Gondwanis)
 „ *Flammulina* (Australien)
 „ *Pararhytida* (Melanesien)

6. Agnathen:

- Testacelliden: *Testacella* (Lusitanis)
 „ *Daudebardia* (Thrakophrygis)
 Trigonochlamydiden (Kaukasis)
 Plutoniiden (Azoren)

7. Holopoden:

- Clausiliiden (Europa) Achatiniden (Afrika)
 Megaspiriden (Nordamerika) Urocoptiden (Südamerika)
 Bulimuliden (Südamerika)
 Polygyrinen: Heliciden-Stamm- Polygyrinen (Südatlantis)
 formen (Angaris in der Trias)
 Acaviinen (Angaris im Unterjura) Sagdinen (Südamerika)
 Camoeninen (Angaris im Oberjura)
 Helicinen s. e. (Angaris in der Kreide)
 Cepolinen (Mittelamerika)
 Helicostylinen (Südostasien)
 Eulotinen (Innerasien)
 Hygromiinen (Osteuropa)
 Helicinen s. str. (Südeuropa)
 Helicellinen (Südeuropa)

8. Agnathomorphen:

- Glandiniden (Nordafrika)
 Streptaxiden (Südatlantis)
 Rhytididen (Gondwanis)
 Aperiden (Südafrika)
 Circinariiden (Südamerika).

Betreffs der großen Gruppen geht hieraus ganz klar hervor, daß die Entwicklung der Agnathen von Europa, die der Agnathomorphen jedenfalls von Afrika, ganz sicher vom Süden ausgegangen ist, denn höchstens bei den Glandiniden könnte an einen nordischen Ursprung gedacht werden. Nicht ganz so klar liegen die Verhältnisse bei den anderen, offenbar älteren Gruppen. Bei den Aulacopoden sind die meisten Familien nordisch, dafür sind aber die sehr alten Endodontiden über die ganze Holonotis sehr formen-

reich verteilt und ersetzen hier die z. T. kleinen nordischen Familien. Die amerikanische Hemisphäre scheint als Heimatgebiet der Gruppe auszuscheiden, da sie nur sehr spärlich als Heimatgebiet vertreten ist. Freilich dürfen wir nicht vergessen, daß sicher schon im Karbon Aulacopoden Nordamerika bewohnten, doch ist das natürlich auch nicht beweisend. Der Verbreitung nach liegt der Schwerpunkt der Aulacopoden entschieden in der Angaris, von der sie ja im Oberkarbon hätten leicht nach Nordamerika und der Nordatlantis gelangen können. Auf der andern Seite war aber die Angaris vor dem Oberkarbon ständig isoliert, so daß wir uns schwer vorstellen können, wie die Pulmonaten hätten hierin gelangen sollen. Die Holopoden spielen im Süden eine viel größere Rolle, doch liegt auch bei ihnen ein nordischer Ursprung nahe und zwar eine Heimat in der nearktischen Nordatlantis. Stehen doch z. B. die südlichen Achatiniden den nordischen Clausiliden und Megaspiriden nahe. Die erste Einwanderung nach dem Süden mag dann im Perm erfolgt sein, in dem eine Landbrücke die beiden Amerika verband und eine zweite Europa mit Afrika. Um diese Zeit mögen die Vorfahren der Bulimuliden und Urocoptiden nach der Südatlantis gelangt sein, die der Achatiniden vielleicht etwas später, in der Untertrias nach Afrika und mit ihnen zusammen müssen hierher auch die Vorfahren der Agnathomorphen gekommen sein. Auf jeden Fall müssen wir die Sigmurethren von der Nordatlantis ableiten, wo sie sich etwa im Devon entwickelt haben mögen. Im Karbon spalteten sie sich in die Aulacopoden in der Nearktis, wo die Endodontiden fossile Reste hinterließen und in die aus dieser Zeit noch nicht fossil bekannten Holopoden in der östlicheren Nordatlantis von Grönland bis Skandinavien, dem kaspischen Gebiet und Spanien. Letztere erreichten im Perm und in der Trias über die iberisch-berberische Brücke die Holonotis und in der Trias nach Westen und Osten hin die Nearktis und Angaris, die Aulacopoden konnten schon im Oberkarbon die Angaris erreichen, im Perm die Holonotis über die amerikanische Brücke, in der Trias Europa.

Wenn die Sigmurethren von der devonischen Nordatlantis ausgingen, wie wir nach dem eben ausgeführten annehmen müssen, dann liegt es nahe, die andern Gruppen der Styломmatophoren von den andern Festländern dieser Zeit herzuleiten, da die Styломmatophoren im ganzen nicht viel älter sein können. Mit der devonischen Nordatlantis hing zunächst über eine ostamerikanische Brücke die Holonotis zusammen und hierhin könnten wir am ehesten die Heimat der Orthurethren verlegen, die sich aber noch im Devon nach Norden ausgebreitet haben müßten, da wir ja im Karbon aus der von dem Süden getrennten Nearktis die Pupilliden fossil kennen. Die heutige geringere Entwicklung dieser ältesten Gruppe in der Südatlantis erklärt sich durch spätere Zurückdrängung. Die wenig formenreichen Heterurethren sind kaum von einem großen Festlande ausgegangen. In Frage kommt besonders

die Skandis, das europäische, Skandinavien und Rußland umfassende Festland, das über Schottland mit der Nordatlantis verbunden war. Als Heimat der Soleoliferen bliebe dann die Angaris übrig. Unter dieser Voraussetzung müßten die Stylommatophoren im ganzen von der silurischen Holonotis ausgegangen sein. Die Soleoliferen konnten von hier durch wechselnde Landverbindungen in Ostasien nach der Angaris gelangen, die Lissopoden sich nach der Nordatlantis ausbreiten. Über die Heimat der Basommatophoren und der Pulmonaten im ganzen kann man dagegen kaum auch nur Vermutungen aussprechen.

Wir versuchen nun im folgenden, die Familien der Stylommatophoren für die einzelnen Regionen auf Schichten zu verteilen. Von den Basommatophoren möchten wir dagegen dabei absehen, da wir einmal bei Familien wie den Siphonariiden, Ancyliiden und Physiden überhaupt nichts über die mutmaßliche Heimat aussagen konnten, und wo dies der Fall war, da ist wieder die Zeit der Entwicklung recht ungewiß. Wohl braucht man kaum in einem Falle über Jura oder Trias zurückzugehen, aber deshalb ist doch immerhin ein höheres Alter möglich. Eine zweite Vereinfachung liegt darin, daß wir die orientalische Region mit der holarktischen vereinigen, da sie keinem selbständigen Kontinente entspricht und in der Vorzeit keine Rolle gespielt hat. Wir erhalten dann folgende Verteilung.

I. Australische Region.

N: Neuseeland, H: Hawaii, O: Polynesien, P: nur Papuasien.

6. Pliozän: (v. Indien) 7 Helicostylinen P.
5. Ob. Kreide (v. Südamerika): 7 Stenogyrenen: *Leptinaria*-Gr. O; Bulimuliden N, Megaspiriden, Polygyrenen P, 8 Streptaxiden P.
4. Unt. Kreide (v. Indien): Camoeninen.
3. Jura (v. Indien): 2 Vaginuliden, 3 Ferrusaciden, 5 Janelliden N, Vitriniden, Zonitiden N, Naniniden N, O, H, 7 Achatiniden: *Opeas*-Gr. O, Acavinen, 8 Rhytididen.
2. Trias (Westafrika): 2 Oncidiiden, 4 Succineiden O H, 5 Endodontiden N H O.
1. Alteinheimisch: 3 Partuliden O, Tornatelliden N O H, Amastriden H, Achatinelliden H, Pupilliden O H, dazu 1 Amphiboliden.

II. Neotropische Region.

P: nur patagonische Unterregion. M: nur Mittelamerika. A: nur Westindien.

6. Miozän u. Pliozän (v. Nordamerika): 7 *Polygyra* A, Camoeninen (meist A), Cepolinen.
5. Ob. Kreide (v. Nordamerika): 5 Vitriniden, Selenitiden, Arioniden, Philomyciden, 7 Megaspiriden, (v. Afrika): 7 Acavinen P, 8 Glandiniden (meist M A); (v. Australien): 2 Oncidiiden ?, 3 Amastriden P.

4. Jura (v. Afrika): 3 Ferrusaciden, 5 Zonitiden, 7 Clausiliiden, Coeliacinen A, Stenogyrienen: *Subulina*-Gr., *Leptinaria*-Gr., *Opeas*-Gr., *Obeliscus*-Gr., Polygyrienen, Sagdinen, 8 Streptaxiden, Circinariiden.
3. Trias (von Afrika): 2 Vaginuliden, 4 Succineiden ?, 7 Urocoptiden M A, Bulimuliden.
2. Perm (von Nordamerika): 5 Endodontiden P.
1. Alteinheimisch: 3 Pupilliden, dazu 1 Chilinen.

III. Madagassische Region.

K: nur Komoren, S: nur Seychellen, M: nur Maskarenen.

5. Alttertiär (v. Afrika): 8 Streptaxiden: *Ennea*, *Streptostele* K S.
4. Jura (v. Indien): 5 Naniniden: *Rotula* S M, *Coelatura* M, 7 Acavinen; (v. Afrika): 3 Ferrusaciden, 5 Vitriniden, Zonitiden, Naniniden: *Rhysota*, 8 Streptaxiden.
3. Trias (v. Afrika): 7 Stenogyrienen, *Opeas*-Gr., *Subulina*-Gr.
2. Perm (v. Asien): 2 Vaginuliden, Oncidiiden, 4 Succineiden, 5 Urocycliden, Endodontiden.
1. Alteinheimisch: 3 Pupilliden.

IV. Aethiopische Region.

W: nur Westafrika, S: nur Südafrika.

8. Pliozän (v. Asien): 3 Eniden; (v. Europa): 5 Limaciden, 7 Clausiliiden, Helicellinen.
7. Miozän (v. Madagaskar): 8 Streptaxiden: *Gibbus*.
6. Ob. Kreide (v. Südamerika): 7 Stenogyrienen: *Obeliscus* Gr.
5. Ob. Jura (v. Madagaskar): 7 Acavinen † S.
4. Unt. Jura (v. Eurasien): 3 Ferrusaciden, 5 Vitriniden, Zonitiden, Naniniden, ? Arioniden S, 7 Clausiliiden †, Polygyrienen S.
3. Trias (v. Europa): 7 Achatiniden, 8 Streptaxiden, Aperiden S, Rhytididen S, Glandiniden †; (v. Madagaskar): 5 Endodontiden: *Endodonta* S.
2. Perm (v. Asien): 2 Vaginuliden; (v. Südamerika): 5 Urocycliden, Endodontiden: *Amphidoxa* u. a.; (v. Europa): 4 Succineiden, 7 Ubuliminiden.
1. Alteinheimisch: 3 Pupilliden.

V. Orientalische u. Holarktische Region.

O: nur orientalisches, P: palaearktisches, N: neuarktisches.

8. Pliozän (v. Afrika): 7 Stenogyrienen: *Rumina*-Gr. P ?; (v. Südamerika): 7 Sagdinen N, 8 Glandiniden N; (v. Australien): 5 Endodontiden: *Endodonta* O, 8 Streptaxiden O.
7. Miozän (v. Afrika): 7 Stenogyrienen: *Rumina*-Gr. P ?
6. Ob. Kreide (v. Südamerika): 7 Polygyrienen N. (v. Afrika): 8 Glandiniden P.
5. Jura (v. Afrika): 7 Coeliacinen P †
4. Perm ? (v. Afrika): 3 Valloniiden P N, Eniden P O, Ferrusaciden P N O.

3. Oberdevon (v. Südamerika): 3 Pupilliden P N O.
2. Unterdevon (v. Südamerika): Stammformen der 2 Rathou-
siiden O, 4 Succineiden P N O, 5 Limaciden P, Ostracole-
thiden O, Parmarioniden O, Parmacelliden P N, Zonitiden P
N O, Selenitiden N, Naniniden O, Arioniden P N O, Philo-
myciden P N O, Endodontiden: *Pyramidula* P N, *Punctum*
P N, 6 Testacelliden P, Trigonochlamyden P, Plutoniiden
P, 7 Clausiliiden P O, Megaspiriden (N) P†, Polygyrinen P†,
Acavinen P† O, Camoeninen P† O, Helicinen P N O.
1. Alteinheimisch?: 1 Auriculiden, Limnaeiden, Planorbiden.
Diese zoogeographischen Tafeln bedürfen der Ergänzung
durch palaeotiergeographische, da ja die Regionen nicht immer
so abgegrenzt und verteilt waren wie heute. Wir stellen also im
folgenden zusammen, welche Familien der Pulmonaten in den
einzelnen Kontinenten während der verschiedenen Perioden gelebt
haben mögen, ohne dabei auf die einzelnen Gattungen einzugehen,
wo das nicht unbedingt erforderlich ist.

Silur.

Nordatlantis, Palaearktis: 1 Basommatophoren.
Holonotis: 1 Basommatophoren, 2—8 Stylommatophoren.

Devon.

Skandis: 4 Heterurethren.
Nordatlantis: 5—8 Sigmurethren, seit Oberdevon 3 Pupilliden.
Holonotis: 3 Orthurethren.
Angaris: 2 Soleoliferen.
Überall: 1 Basommatophoren.

Karbon.

Nordatlantis: 4 Succineiden, 7 Holopoden.
Nearktis: 3 Pupilliden, 5 Aulacopoden m. Endodontiden.
Angaris: 2 Soleoliferen, 5 (seit Oberkarbon) Aulacopoden.
Holonotis: 3 Pupilliden u. a. Orthurethren.
Überall: 1 Basommatophoren.

Perm.

Nearktis: 3 Pupilliden, 4 Succineiden, 5 Endodontiden: *Pyra-
midula*, *Punctum*, Zonitiden, Parmacelliden, 7 Megaspiriden.
Skandis: 4 Succineiden, 7 Holopoden.
Angaris: 2 Soleoliferen, 5 Zonitiden u. a. Aulacopoden.
Südatlantis: 2 Vaginaliden, 3 Orthurethren, 4 Succineiden,
5 Endodontiden: *Amphidoxa* u. a., Urocycliden (O), 7 Buli-
muliden.
Gondwanis: 2 Oncidiiden, 3 Orthurethren, 5 Endodontiden:
Endodonta u. a.
Überall: 1 Basommatophoren.

Trias.

- Nordatlantis: 1 Auriculiden, 3 Valloniiden, 5 Endodontiden, Parmacelliden, Zonitiden, Selenitiden (W), 7 Megaspiriden (W), Clausiliiden (O).
 Eurasien: 1 Limnaeiden (W), Planorbiden (O), 2 Rathousiden (O), 3 Ferrusaciden (W), Eniden (O), 5 Limaciden (W), Vitriniden (O), Zonitiden, Naniniden (O), Arioniden (O), Philomyciden (O), Polygyrinen (O).
 Südatlantis: 1 Chiniden (W), 2 Vaginuliden, 3 Orthurethren, 5 Endodontiden, Urocycliden (O), 7 Achatiniden (O), Urocoptiden (W), Bulimuliden (W), 8 Agnathomorphen.
 Gondwanis: 1 Amphiboliden (O), 2 Oncidiiden, 3 Orthurethren, 5 Endodontiden.
 Überall: 1 Siphonariiden, Ancyliciden, Physiden, 3 Pupilliden, 4 Succineiden.

Jura.

- Nordatlantis: 1 Auriculiden, 3 Valloniiden, 5 Parmacelliden, Selenitiden, Vitriniden, Philomyciden, Endodontiden, 6 Plutoniiden, Testacellinen, 7 Megaspiriden.
 Skandis: 1 Auriculiden, 3 Ferrusaciden, 5 Limaciden, Vitriniden, Endodontiden, 6 Daudebardiinen, Trigonochlamyden, 7 Clausiliiden.
 Angaris: 1 Auriculiden, 2 Rathousiiden, 3 Eniden, Ferrusaciden, 5 Ostracolethiden, Parmarioniden, Vitriniden, Naniniden, Arioniden, Philomyciden, 7 Polygyrinen, Acaviinen, Camoeninen.
 Südatlantis: 1 Chiniden (W), Auriculiden, 2 Vaginuliden, 3 Ferrusaciden, 5 Endodontiden, Urocycliden (O), Vitriniden (O), Naniniden (O), Arioniden (O), 7 Achatiniden, Urocoptiden (W), Bulimuliden (W), Clausiliiden, Polygyrinen, Sagdinen (W), Acavinen (O), 8 Streptaxiden, Circinariiden (W), Aperiden (O), Rhytididen (O), Glandiniden.
 Lemuris: 2 Oncidiiden, Vaginuliden, 3 Ferrusaciden, 5 Urocycliden, Endodontiden, Naniniden, Vitriniden, 7 Acavinen, 8 Streptaxiden.
 Australien: 1 Auriculiden, Amphiboliden, 2 Oncidiiden, Vaginuliden, 3 Partuliden u. a., Ferrusaciden, 5 Endodontiden, Janelliden, Vitriniden, Naniniden, 7 Achatiniden, Acavinen, 8 Rhytididen.
 Überall: siehe Trias, dazu 1 Limnaeiden, Planorbiden, 5 Zonitiden.

Untere Kreide.

- Nordatlantis: 1 Auriculiden, 3 Valloniiden, Ferrusaciden, 5 Limaciden (O), Vitriniden (O), Parmacelliden, Selenitiden, Philomyciden, Endodontiden, 6 Plutoniiden (O), Testacelliden (O), Trigonochlamyden (O), 7 Megaspiriden, Clausiliiden (O).

Angaris: s. Jura, dazu 7 Helicinen s. e.
 Südatlantis s. Jura.
 Lemuris s. Jura.
 Australien: s. Jura, dazu 7 Camoeninen.
 Überall s. Jura.

Obere Kreide.

Nordatlantis: 1 Auriculiden, 3 Valloniiden, Ferrusaciden, 5 Parmacelliden, Selenitiden, Arioniden, Philomyciden, Endodontiden, 7 Megaspiriden, Polygyrinen, Cepolinae.
 Eurasien: 1 Auriculiden, 2 Rathousiiden (O), 3 Eniden (O), Ferrusaciden, 5 Limaciden (W), Ostracolethiden, Parmarioniden, Vitriniden, Naniniden, Arioniden, Philomyciden, Endodontiden (W), 6 Plutoniiden (W), Testacelliden (W), Trigonochlamydiden (W), 7 Clausiliiden (W), Megaspiriden (W), Acavinen (O), Camoeninen (O), Helicinae s. e., 8 Glandinidae.
 Australien: 1 Auriculiden, 2 Oncidiiden, Vaginuliden, 3 Ferrusaciden, Janelliden, Endodontiden, Vitriniden, Naniniden, 7 Achatiniden, Megaspiriden, Polygyrinen, Acavinen, 8 Streptaxiden, Rhytididen.
 Ozeanis: 1 Amphiboliden, 3 Partuliden, Tornatelliden, Amastriden, Achatinelliden, 5 Janelliden, Endodontiden, 7 Achatiniden, Bulimuliden, 8 Rhytididen.
 Südamerika: 1 Chilinen, Auriculiden, 2 Vaginuliden, Oncidiiden, 3 Amastriden (W), Ferrusaciden, 5 Vitriniden, Selenitiden, Arioniden, Philomyciden, Endodontiden, 7 Achatiniden, Megaspiriden, Clausiliiden, Urocoptiden, Bulimuliden, Polygyrinen, Sagdinen, Acavinen, 8 Streptaxiden, Circariiden, Glandiniden.
 Afrika: 2 Vaginuliden, 3 Ferrusaciden, 5 Urocycliden, Vitriniden, Naniniden, Arioniden, Endodontiden, 7 Achatiniden, Polygyrinen, 8 Streptaxiden, Aperiden, Rhytididen.
 Lemuris s. Jura.
 Überall s. Jura.

Alttertiär.

Nordamerika s. Obere Kreide: Nordatlantis.
 Europa: 1 Auriculiden, 3 Ferrusaciden, 5 Limaciden, Vitriniden, Naniniden, Arioniden, Philomyciden, Endodontiden, 6 Plutoniiden, Testacelliden, Trigonochlamydiden, 7 Clausiliiden, Megaspiriden, Helicinen s. str., Helicellinen, Hygromiinen, 8 Glandiniden.
 Asien: 1 Auriculiden, 2 Rathousiiden, 3 Eniden, Ferrusaciden, 5 Ostracolethiden, Parmarioniden, Vitriniden, Naniniden, Arioniden, Philomyciden, 7 Acavinen, Camoeninen, Helicostylinen, Eulotinen.

Südamerika s. Obere Kreide.

Afrika s. Obere Kreide.

Madagaskar s. Obere Kreide: Lemuris.

Australien u. Ozeanien s. Obere Kreide.

Überall s. Jura.

Jungtertiär.

Nordamerika: s. Obere Kreide, dazu 5 Vitriniden, 7 Sagdinen, 8 Glandiniden.

Europa: s. Alttertiär, dazu 3 Eniden, 7 Stenogyrynen, Eulotinen.

Asien: s. Alttertiär, dazu 5 Endodontiden, 7 Clausiliiden, Hygro-
miinen, 8 Streptaxiden.

Südamerika: s. Obere Kreide, dazu 7 Camoeninen, Cepolinen.

Afrika: s. Obere Kreide, dazu 3 Eniden, 5 Limaciden, 7 Clausi-
liiden, Helicellinen.

Madagaskar s. Obere Kreide.

Australien u. Ozeanien: s. Obere Kreide, dazu 7 Helicostylinen.

Überall s. Jura.

Eine Spezialisierung der einzelnen Faunen in den älteren For-
mationen bis auf Gattungen wird erst dann möglich sein, wenn die
phylogenetischen Beziehungen derselben einigermaßen geklärt
sind, was bisher nur für vereinzelte kleinere Gruppen gilt.

II. PROSOBRANCHIER.

Neben den Pulmonaten, die bis auf verschwindende Ausnahmen
ganz dem kontinentalen Gebiete angehören, spielen in diesem
auch die Prosobranchier eine Rolle. Während sich aber bei jenen
die Entwicklung offenbar seit der Entwicklung des Typus innerhalb
der Festländer abgespielt hat, liegt das Entwicklungszentrum der
Prosobranchier seit dem älteren Paläozoikum ebenso entschieden
im Meere und ihre verschiedenen Familien, die uns in den Ge-
wässern des festen Landes begegnen, sind durchaus selbständig
in diese eingewandert. Infolgedessen sind sie in viel geringerem
Grade als die Pulmonaten einer allgemeinen palaeobiogeographi-
schen Untersuchung zugänglich. Immerhin bieten wenigstens
einige von ihnen genügendes Interesse, um wenigstens eine kurze
Übersicht darüber zu rechtfertigen.

Unter den Rhipidophoren finden sich zunächst Süßwasser-
formen bei den Neritiden. Da diese zumeist im Meere leben, so
mögen die Süßwasserformen in verschiedenen Gebieten selbständig
in die Flüsse eingedrungen sein. Da marine Neritiden schon seit
dem Keuper fossil bekannt sind und auch die fluviatile *Neritina* sicher
bis zum Eozän, möglicherweise sogar bis zum Lias zurückreicht,
so war die Familie im Paläogen sicher schon in den süßen Gewässern
aller Regionen vorhanden.

Eine ausgesprochene Süßwasserfamilie sind die ihnen ver-
wandten Heliciniden. Wir finden sie in Ostasien, der östlichen
orientalischen, australischen und neotropischen Region, sowie im

Süden der Union. Da fossile Reste von ihnen nicht bekannt sind, haben wir keine Veranlassung, ihre Heimat im Norden zu suchen. Es liegt vielmehr näher anzunehmen, daß ihre Verbreitung über die kretazeische Ozeanis erfolgt ist. Am einfachsten erklärt sich ihre Verbreitung durch die Annahme, daß sie von Südamerika ausgegangen sind. Auf dieses sind die Proserpininen vollständig beschränkt und auch die Helicininen sind hier besonders formenreich entwickelt (*Trochatella*, *Lucidella*, *Schasicheila*, *Alcacia*, *Stoastoma* u. a.). *Schasicheila* ist Mittelamerika mit Westindien gemeinsam, wieder ein Beispiel für den alten Landzusammenhang beider Gebiete im Miozän. *Trochatella* und *Stoastoma* besitzen je eine Art in Kambodscha bez. auf den Philippinen. Möglich ist dies nach der ganzen Verbreitung der Familie und auch der Gattung *Helicina* selbst sehr wohl; zeigt doch diese ganz die Verbreitung der Familie. Von Südamerika gelangte sie in der oberen Kreidezeit über die Ozeanis nach Australien, ohne aber dabei Neuseeland zu erreichen. Dagegen findet sie sich auf Hawaii und allen polynesischen Inseln. Aus dem Fehlen auf Neuseeland kann man vielleicht den Schluß ziehen, daß die Tiere erst gegen Ende der Kreidezeit Australien erreichten, als Neuseeland schon isoliert war. Nach Hinterindien und Ostasien wie nach dem Süden der Union kann *Helicina* dann erst im Pliozän gelangt sein. Die erste Anpassung an das Süßwasserleben braucht also bei dieser Familie nicht vor dem Jura erfolgt zu sein.

Eine ähnliche Ausbreitung möchten wir auch den Hydroceniden zuschreiben, die in der Gegenwart ein auffällig zerstreutes Wohngebiet besitzen. Sie finden sich in Südeuropa, Südafrika, Ostasien, Hinterindien, Indonesien, auf Neuseeland, den Tonga- und Samoainseln und den Karolinen, sowie in Chile. *Hydrocena* mag sich im Jura auf der Südatlantik entwickelt haben, gelangte im Zenoman, vor den Heliciniden, nach Australien, wurde aber nachträglich in einem großen Teile dieses Gebietes wieder verdrängt, ebenso wie in der alten Heimat. Das Pliozän führte sie nach Indien und Ostasien. Südeuropa wurde jedenfalls von Afrika erreicht, vielleicht schon im Miozän.

Die meisten Süßwasserprosobranchier sind Taenioglossen. Als erste Familie treten uns die Paludiniden entgegen. Sie sind seit der unteren Kreide fossil bekannt und damals wahrscheinlich in Europa ins Süßwasser übergegangen. Aus dem Senon wird auch eine nordamerikanische Art beschrieben. Das Hauptgebiet von *Paludina* (*Vivipara*) blieb aber die Palaearktis, von der aus sie auch die orientalische und die aethiopische Region (*Cleopatra*) erreichte, ersteres wohl schon in der Kreide, letzteres spätestens im Alttertiär.

Eine ausgesprochene Landschneckenfamilie bilden die Cyclophoriden, seit dem Senon fossil bekannt. Sie sind ihrer Verbreitung nach entschieden von Norden ausgegangen und haben sich hier wahrscheinlich in der Kreide in der Paläarktis dem Süß-

wasser angepaßt. Das Entwicklungsgebiet erstreckte sich jedenfalls über die ganze Breite dieses Europa und Asien umfassenden Kontinentes. Von Europa möchten wir zunächst die Cyclophorinen herleiten. Diese sind jetzt freilich ganz vorwiegend in Asien, in der orientalischen Region zu finden, *Cyclophorus* ist aber aus dem Senon und Untereozän Europas fossil bekannt und muß also damals in Europa heimisch gewesen sein. Daß die Cyclophorinen auf europäischem Gebiete früher weiter verbreitet waren, zeigt auch deutlich die Gattung *Lagochilus*. Diese lebt in zahlreichen Arten in der orientalischen Region in Ostasien, auf Neuseeland, aber auch auf den Kanarischen Inseln. Zweifellos hat Simroth recht, wenn er daraus die Verbreitung der Gattung mindestens über Südeuropa folgert. Die Ausbreitung der Unterfamilie nach Asien müssen wir dann ins Miozän setzen, in dem ja nachweislich zahlreiche europäische Typen nach Indien gelangten. Hier entwickelten sich in Vorderindien und Ceylon *Craspedotropis*, *Leptopomoides*, *Micraulax*, *Theobaldius*, und *Aulopoma*, in Hinterindien *Ptychopoma* und *Myxostoma* als endemische Gattungen. Ebenfalls ostorientalisch ist heute *Leptopoma*. Diese Gattung kommt aber schon im Senon und Eozän Europas vor, erreichte mit *Cyclophorus* im Miozän Asien und gelangte im Pliozän bis Neuguinea und nach den Salomonen. In dieselbe Zeit können wir auch erst die Ausbreitung des schon erwähnten *Lagochilus* setzen, trotzdem er Neuseeland erreicht hat, denn zu einer Zurückdatierung der Gattung bis zum Jura, die sonst erforderlich wäre, liegt gar kein Grund vor, nicht einmal für die ganze Familie. Tatsächlich müssen ja auch eine ganze Reihe von anderen Tieren transmarin haben Neuseeland erreichen können. Dies könnte auch bei den Deckelschnecken recht gut der Fall gewesen sein. Jedenfalls war aber *Lagochilus* von allen Cyclophorinen der erste Einwanderer in die australische Region, da er am weitesten gekommen und in Melanesien wieder verschwunden ist. Ihm folgte als zweite Gattung *Ostodes*, der sich auf Neukaledonien, den Neuen Hebriden, der Lord Howe-Insel und auf Samoa findet, als dritte *Leptopoma* (Salomonen) und endlich *Cyclophorus*, der nur bis Neuguinea kam. Der letztere hat sich auch sonst weit ausgebreitet. Seine Heimat scheint in Hinterindien zu liegen. Von hier erreichte er Japan, aber auch die äthiopische Region, wo die Untergattung *Aferulus* im tropischen Afrika lebt. Nach Afrika ist im Pliozän auch *Ditropis* gelangt. Dieser bewohnt die ganze orientalische Region, aber auch Ostafrika. Endlich ist hier noch *Scabrina* zu erwähnen, die im nördlichen Hinterindien heimisch ist, sich aber auch auf den Komoren findet. Sie muß im Pliozän auch in Vorderasien und Ostafrika gelebt haben, da sie auf anderem Wege nicht nach den Komoren gelangt sein kann.

Eine zweite europäische Unterfamilie sehen wir in den Cycloptinen. Auch sie sind heute vorwiegend asiatisch, auch sie treten aber schon im Senon, Eozän und Oligozän Europas fossil auf und mögen daher erst im Miozän Asien und im Pliozän das australische

Gebiet erreicht haben. Fast auf europäischem Boden lebt noch heute *Cyclotus* mit der Untergattung *Procyclotus*. Diese findet sich nämlich im Kaukasus und im nordwestlichen Persien und dann nach breiter Lücke von China bis Malakka. Auch hier möchten wir eine erst miozäne Ausbreitung nach Asien annehmen. Im sundanesischen Gebiete haben sich dann die andern Untergattungen *Pseudocyclophorus*, *Eucyclotus* und *Aulacapoma* entwickelt und im Pliozän teilweise bis Neuguinea ausgebreitet. *Platyscaphe* und *Opisthoporus* sind dagegen rein orientalisches geblieben. Der erste hat sich auch über ganz Vorderindien ausgebreitet, wohl erst ziemlich spät, da diese Unterfamilie mit keinem Gliede Afrika erreicht hat.

Auch die Pupininen sind in Europa im Senon durch *Cataulus* fossil vertreten und wir möchten sie deshalb von diesem Erdteil herleiten und ebenfalls erst im Miozän nach Asien gelangen lassen. Jetzt sind sie fast ganz auf die orientalische Region beschränkt und nur wenige Gattungen, *Pupinopsis* und *Pupina*, sind in Ostasien bis Japan gelangt. Unter den indischen Gattungen zeigt eigenartige Verbreitung *Cataulus*, der in Südindien, Ceylon und auf den Nikobaren lebt. Daraus darf natürlich nicht auf eine alte direkte Verbindung der letzteren mit Südindien geschlossen werden, vielmehr müssen wir annehmen, daß die Gattung von Norden her in die beiden getrennten Gebiete einwanderte. Dies ist um so sicherer, als ja *Cataulus* in der oberen Kreide auch in Europa lebte. Die andern Gattungen haben geschlossene Verbreitungsgebiete. *Streptaulus* bewohnt den Himalaya, *Pseudopomatias* das nördliche Hinterindien und Südchina, *Rhaphaulus* und *Hypocystis* sind in der Hauptsache auf Hinterindien beschränkt, doch erreicht ersterer auch Borneo, *Coptochaetus* hat sich von Hinterindien über ganz Sundanesien und die Philippinen ausbreiten können. Eine ganze Anzahl von Gattungen sind auch in die australische Region eingedrungen. *Pupinella*, *Pupinopsis* und *Pupina* haben Queensland erreicht, *Callia* die Salomonen. Dazu kommen einige Gattungen, die sich ausschließlich in dieser Region entwickelt haben: *Bellardia* von Neuguinea, *Hedleya* von Nordqueensland und *Brazieria* von Südtasmanien. Eine letzte Gattung der Pupininen hat sich im Gegensatz zu den genannten vorwiegend nach dem Westen ausgebreitet. *Moulinsia* (*Registoma*) lebt heute auf den Philippinen, den Molukken und den kleinen Sundainseln, außerdem aber auch in Kamerun. Diese Verbreitung erklärt sich durch die Annahme, daß sie etwa von Vorderindien ausging und nachträglich hier, wie in Ostafrika, in Hinterindien und auf den großen Sundainseln ausstarb. Anzunehmen, daß sie in Europa entstanden wäre, ist durch nichts gerechtfertigt.

Waren die bisherigen Unterfamilien in der Gegenwart vorwiegend asiatisch und nur durch fossile Formen im europäischen Senon oder Alttertiär als europäisch gekennzeichnet, so liegen die Verhältnisse bei den beiden folgenden noch günstiger. Sie spielen auch heute noch in der westlichen Palaearktis eine größere Rolle.

Craspedopoma lebt heute auf den makaronischen Inseln: den Azoren, Madeira, den Kanarischen Inseln. Dazu kommen aber eine ganze Reihe von Arten im europäischen Eozän, Miozän und Pliozän. Zur gleichen Unterfamilie gehört dann auch die Gattung *Cyclosurus* auf den Komoren. Die Craspedopomatinen sind hiernach von Europa ausgegangen, haben im Jungtertiär Makaronesien erreicht, im Pliozän über Afrika die Komoren. Da sie nach Asien überhaupt nicht gelangt sind, lag ihre Heimat wohl weiter westlich als bei den ersten drei Unterfamilien und ihre Einwanderung in Afrika ist am wahrscheinlichsten über die spanisch-marokkanische Landbrücke erfolgt. In Afrika sind sie dann bald wieder ausgestorben.

Dagegen haben sich hier die Pomatiasinen erhalten. Deren einzige Gattung *Pomatias* bewohnt heute den alpinen Gürtel von den Pyrenäen bis zum Kaukasus, die Balkanhalbinsel, Italien, Sardinien, Sizilien, Malta, die Berberei, die Kanarischen Inseln und Kamerun. Dazu kommen fossile Formen im Eozän und Miozän Europas. Die Heimat dieser Gruppe möchten wir daher in Mitteleuropa suchen, von wo sie im Pliozän über die sizilische Brücke nach Afrika gelangte. Während die Craspedopomatinen von den westeuropäischen Gebieten der Lusitanis ausgegangen sein mögen, leiten sich die Pomatiasinen von der mitteleuropäischen Herzyenis her. Die erstgenannten Unterfamilien dagegen mögen aus den großen Elementen Osteuropas stammen, besonders aus der süd-russischen Pontis und der Balkangebiet und Kleinasien umfassenden Thrakophrygis, die besonders in der oberen Kreide noch ganz isoliert entwickelt waren. Die Untergattungen von *Pomatias* zeigen z. T. gute geographische Sonderung. So bewohnt nach Kobelt *Macaropoma* die Kanaren, *Rhabdotaera* das Gebiet von den Pyrenäen bis zu den Westalpen, *Eupomatias* das von den Ostalpen bis Frankreich. *Auritus* ist in Italien heimisch, *Stereopoma* in der Berberei, auf Sizilien, Sardinien und in Süditalien, *Titanopoma* in Süddalmatien, *Holcopoma* (*Pleuropoma*) auf der südlichen Balkanhalbinsel.

Neben den fünf ursprünglich europäischen Unterfamilien gibt es ebensoviel ursprünglich asiatische, die sämtlich nicht in Europa fossil vertreten sind. Als erste erwähnen wir die Pterocyclinen, die ganz ausgesprochen südostasiatisch sind. Fast die ganze orientalische Region bis zu den Molukken bewohnt *Pterocyclus*, *Spiraculum* deren festländischen Anteil, *Rhiostoma* nur Hinterindien, *Coelopoma* China und Japan. Da die Unterfamilie weder Afrika noch Australien erreicht hat, ist sie wohl nördlicher heimisch und später nach der orientalischen Region gekommen, als die weiter verbreiteten Unterfamilien.

Darin können wir die Alycaeinen mit ihr vergleichen. Deren beide Gattungen *Alycaeus* und *Dioryx* bewohnen die orientalische Region bis zu den großen Sundainseln und den Philippinen, sowie Japan, sie sind also nicht einmal ganz so weit verbreitet wie die vorigen. Dagegen sind die Diplommatininen bis Queensland,

Neukaledonien, den Neuen Hebriden, den Karolinen, Samoa und zu der Norfolkinsel vorgedrungen, vielleicht auch bis Neuseeland, reichen auch im Norden bis ins Amurgebiet, ein Hinweis auf die früher viel weiter nach Norden reichende Verbreitung dieser Unterfamilie. Auch hier kann die Ausbreitung nach Australien nur im Pliozän und mehrfach transmarin erfolgt sein, etwa gleichzeitig mit den Pupininen.

Beträchtlich weitere Verbreitung noch zeigen die beiden nächsten Unterfamilien. Bei den Cyathopomatinen gilt dies sogar für die Gattungen. *Cyathopoma* lebt in Südindien, auf Ceylon, in Assam und auf den Andamanen, Nikobaren und Seychellen. Dabei bilden die Formen von Assam eine besondere Untergattung, dagegen hat die ceylonesisch-südindische *Jerdonia* eine Art auf den Andamanen, ebenso *Cyathopoma* s. str., die auch auf den Seychellen heimisch ist. Die zweite Gattung *Mychopoma* bewohnt in weit getrennten Gebieten Neuguinea, Südindien, die Komoren und Südafrika. Die Verbreitung von *Cyathopoma* kann hiernach nur über die Lemuris stattgefunden haben, also spätestens im Senon. Dagegen spricht die Verbreitung von *Mychopoma* für eine Benutzung der arabischen Landbrücke und dürfte erst im Pliozän erfolgt sein, aber mit der ersten von Indien nach Afrika gehenden Faunen- und Florenwelle. Sicher erst im Pliozän wurde Neuguinea erreicht.

Am weitesten haben sich die Realinen ausgebreitet. In der australischen Region bewohnt *Realia* Neuseeland. Hierher ist auch *Omphalotropis* gelangt, der aber auch Polynesien bis Tahiti und bis zu den Marquesas besiedelt hat, ohne aber Hawaii zu erreichen. Auf der andern Seite findet sich aber *Omphalotropis* auch in der orientalischen Region und auf den Maskarenen. Die Ausbreitung nach den letzteren muß sicher spätestens im Senon erfolgt sein und gleiches möchten wir auch für die Besiedelung Ozeaniens annehmen, da eine transmarine Ausbreitung im Pliozän bis zu den Marquesas doch ganz unmöglich erscheint. Auch *Mascaria* hat Madagaskar erreicht, ebenfalls wohl auf dem Wege über die oberkretazeische Lemuris. Von *Acmella* ist die Untergattung *Selenomphala* orientalis, kommt aber merkwürdigerweise mit einer Art auf den Kanarischen Inseln vor. Da Europa und Afrika im ganzen Alttertiär und letzteres auch noch im Miozän von Asien getrennt waren, kann sich diese Form nur im Miozän von Asien über Südeuropa nach den Kanarischen Inseln verbreitet haben, die sich im unteren Pliozän vom Festlande abtrennten. Die zahlreichen anderen Gattungen gehören der orientalischen Region an, doch stellt Fischer hierher noch *Bourcieria* von Ecuador, die Simroth an die Heliciniden anschließt. Hat Fischer recht, so kann *Bourcieria* nur im Senon über die Ozeanis nach Südamerika gelangt sein, was ja nach der sonstigen weiten Verbreitung der Realinen recht wohl denkbar ist.

Auf anderem Wege sind jedenfalls die Vorfahren der Neocyclotinen nach Südamerika gekommen, die den Cyathopomatinen

nahe stehen. Wahrscheinlich gelangten sie mit den letzteren in Senon nach Madagaskar und weiterhin in die Südatlantis, wo sie sich im Alttertiär spezialisierten und die ganze neotropische Region von Nordchile bis Westindien und Mexiko besiedelten. Nach letzterem gelangte *Amphicyclotus* offenbar über die mittelamerikanische Brücke, während sich *Neocyclus* über die westindische ausbreitete.

An die Cyclophoriden schließen sich nun zunächst einige kleinere Familien an. Die Geomelaniden stammen aus Südamerika und sind seit dem Miozän besonders auf den Gebirgen Westindiens entwickelt. Wir haben keine Veranlassung, ihre Heimat in einer andern Region zu suchen. Wann sie sich aber entwickelt haben, ist ganz ungewiß. Als nächste Familie müssen wir die tropischen, amphibisch lebenden Ampullariden erwähnen. Die rezenten Formen sind nach ihrer Verbreitung entschieden von der Südatlantis ausgegangen. *Pachystoma*, *Pomus*, *Marisa* sind südamerikanisch, *Lanistes*, *Meladomus*, *Saulea* aethiopisch. Der letzteren steht die indische *Pila* sehr nahe, so daß sie nach Indien möglicherweise erst im Pliozän über die arabische Brücke gelangt sind. Europa wurde anscheinend schon früher erreicht, da hier im Eozän mehrere fossile Arten von *Ampullaria* vorkommen. Man kennt außerdem noch vier fossile Arten von *Ampullaria* aus dem europäischen Lias, doch sind dies jedenfalls noch marine Formen, so daß diese nichts gegen das südatlantische Anpassungszentrum ans Süßwasser beweisen. Sonst wäre ja auch die große palaeontologische Lücke zwischen Unterlias und Untereozän sehr auffällig. Die Anpassung mag dann im oberen Jura oder in der unteren Kreide erfolgt sein, und wenn wir an die europäisch-marinen Stammformen denken, vielleicht zuerst in Afrika.

Die Littoriniden sind noch teilweise marin (*Lacuna*, *Fossarus*), teils litoral (*Littorina*), sie haben sich also nicht innerhalb der Kontinente verbreitet, sondern sind gleich den Neritiden an verschiedenen Stellen selbständig ins Süßwasser übergegangen. Der terrestrische *Cremnoconchus* von Indien ist offenbar erst spät lokal ins Festland übergegangen, während die Littoriniden als Familie schon recht alt sind, werden doch fossile Reste von ihnen schon aus dem Karbon beschrieben.

Im Gegensatz zu ihnen sind die Cyclostomatiden wieder eine typisch kontinentale Familie, ähnlich wie die Cyclophoriden. Während aber diese aus dem Norden, aus der Paläarktis stammten, sind die Cyclostomatiden ebenso entschieden von der mesozoischen Südatlantis ausgegangen. Zunächst haben wir zwei neotropische Unterfamilien, beide jetzt vorwiegend in Westindien heimisch. Die Licininen sind fast ganz auf dieses beschränkt und haben nur Florida und Tehuantepec erreicht. Das letztere erklärt sich aus der miozänen Verbindung Westindiens mit Mittelamerika, das erstere durch die Zugehörigkeit von Südflorida zur mitteltertiären und jungtertiären Antillis. Die Cistulinen kommen außerdem in Guatemala, Bolivia und Ecuador vor, ein Hinweis auf das eigent-

liche Heimatgebiet der beiden Unterfamilien, die nur von Süden her nach Westindien und von hier nach Mittelamerika und Florida gelangt sein können.

In Afrika treffen wir zunächst auf die Cyclotopsinen mit der einzigen Gattung *Cyclotopsis*. Diese ist jetzt auf die Maskarenen, Sokotra und Südindien beschränkt. Hierhin haben sie sich wohl spätestens in der oberen Kreide über die Lemuris ausgebreitet. Nun stellt man aber zu dieser Gattung auch fossile Arten aus dem Eozän und Miozän, vielleicht auch aus dem Senon Europas. Wollen wir rein kontinentale Ausbreitung annehmen, so müßte die Unterfamilie bis zum Unterjura zurückreichen. Näher liegt es aber wohl, auch bei dieser Gruppe an eine transmarine Verbreitung während der Kreide zu denken, die ja durch die zahlreichen Inseln im Mittelmeere erleichtert werden mußte. Jedenfalls muß aber in der Kreide *Cyclotopsis* in Afrika viel weiter verbreitet gewesen sein als heute.

Ganz ähnliche Beziehungen treffen wir auch bei den Cyclostomatinen an, die vom Eozän an in Europa fossil vertreten sind, also vielleicht etwas nach den Cyclotopsinen das Mittelmeer überschritten. Im Gegensatz zu der älteren Unterfamilie hat sich diese bis in die Gegenwart in Europa behauptet, reicht doch *Cyclostoma* noch heute bis Jütland, Südengland und Irland nordwärts und bewohnt auch das ganze Mittelmeergebiet von den Kanarischen Inseln und Portugal bis Syrien und zum Kaukasus. *Cyclostoma* ist entschieden eine rein europäische Bildung, die am Beginne des Eozän entstanden sein dürfte. An diese Gattung schließen sich zwei weitere rein mediterrane Formen an. *Leonia* bewohnt mit zwei Arten *L. mamillaris* und *L. scrobiculata* Südspanien, Süd-Marokko und Oran, hat sich also jedenfalls auf der alten Berberis entwickelt. *Tudorella* aber ist jetzt ausschließlich auf die Balearen beschränkt. Früher vereinigte man diese Gattung mit der neotropischen *Tudora*, die jetzt zu den Cistulinen gerechnet wird, doch handelt es sich in diesem Falle nur um Konvergenz. Auch die früher zu *Tudora* gestellten fossilen Arten aus dem Eozän und Miozän Europas gehören zu *Tudorella* und beweisen, daß diese nicht etwa eine Lokalform der Balearis ist, sondern eine einst in Europa weiter verbreitete Gruppe, deren Heimat in Westeuropa gelegen war. Noch eine weitere Gattung ist in Europa fossil nachgewiesen worden, *Otopoma*, jetzt nur im Somaliland, Südarabien, auf Sokotra und in Vorderindien lebend. Da die Gattung erst im Untermiozän in Europa fossil auftritt, sehen wir ihre Heimat in Afrika, von wo sie im Mitteltertiär nach Europa, im Pliozän nach Indien gelangte. *Lithidion* lebt in Südafrika, auf Sokotra und Madagaskar, *Tropidophora* in der ganzen äthiopischen und madagassischen Region. Wann beide Madagaskar erreicht haben, ist ungewiß, *Tropidophora* aber sicher früher als *Lithidion*, da sie selbst die Maskarenen erreicht hat. Sie kam also vielleicht vortertiär, *Lithidion* mittel-tertiär in die madagassische Region. *Guillainia* endlich ist ganz auf die Nachbarschaft von Sokotra beschränkt.

Die Aciculiden sind europäisch und haben sich erst im Pliozän bis Abessinien ausgebreitet. Wann sie sich in Europa entwickelt haben, läßt sich kaum feststellen. Jedenfalls ist *Acicula* (*Acme*) im Miozän fossil vorhanden. Aus den marinen bis litoralen Rissoiden sind die Hydrobiiden hervorgegangen, von denen *Hydrobia* noch im Brackwasser lebt, während andere schon ganz dem Süßwasser angehören, wie *Benedictia* aus Nordasien, die mediterranen *Paulia*, *Maresia*, *Belgrandia*, *Peringia*, die vorwiegend alpinen *Pseudamnicola* und *Bythinella*, *Horatia* von Dalmatien, oder *Lartetia* und *Lithoglyphus*. Die Familie tritt schon im Dogger auf (*Hydrobia*) und ist als holarktisch zu bezeichnen, ohne daß man aber etwas genaueres über ihre Heimat und ihre Verbreitung angeben könnte. Ganz im Süßwasser leben die den Hydrobiiden sehr nahestehenden Bythiniden, die mindestens bis zum Wealden zurückreichen. Diese weiter verbreiteten Schnecken haben sich vielleicht noch vom Meere aus verbreitet. Die Assimineiden sind rein europäisch. Zahlreiche Eozänarten gehören zu *Assiminea*. Nicht ganz soweit zurück sind die Moitessieriden, die im Oligozän von Europa auftreten. Sie gehören jetzt ganz dem mediterranen Gebiete an und sind also wahrscheinlich von Südeuropa herzuleiten. Die Baikaliiden vertreten sie im nördlichen Asien, besonders im Baikalsee. Sie sind vielleicht von dem Hanhai der Palaeogenzeit ausgegangen.

Die auf die Meeresküsten beschränkten, fast über alle Regionen verbreiteten Truncatelliden sind vielleicht zu den Familien mit später, mehrmaliger Einwanderung aus dem Meere zu rechnen. Eine Verbreitung von Kontinent zu Kontinent ist bei ihnen nicht anzunehmen. Die Valvatiden sind seit dem Lias in Europa heimisch und anscheinend von diesem oder wenigstens von der Nordatlantis ausgegangen, in deren Bereich sie in der Hauptsache heimisch sind. Nordasien könnte im Unterjura oder der oberen Kreide von ihnen erreicht worden sein. Die Melaniiden müssen sich schon vortertiär ausgebreitet haben, anscheinend auch von der Nordatlantis aus. Fossil bekannt sind sie hier seit der Kreide, häufiger seit dem Eozän, doch sind sie vielleicht noch älter, da sie auch Neuseeland noch erreicht haben, ebenso wie die Hydrobiiden. Sicher sind die Strepomatinen (Pleurocerinen) in der Nordatlantis heimisch. Diese treten in mehreren Gattungen, wie *Pleurocera*, *Goniobasis*, *Leptaxis* im europäischen Wealden auf, sind aber vom Tertiär an ganz auf Nordamerika beschränkt. Die Melaniinen breiteten sich dagegen von Europa aus und gelangten nach Südamerika über die Südatlantis und erreichten Nordamerika auf diesem Wege wohl erst im Pliozän.

Endlich sind noch die Cerithiiden zu erwähnen. Von dieser vorwiegend marinen, bis zum Dogger zurückreichenden Familie ist *Potamides* (*Cerithidea*) ins Süßwasser übergegangen und zwar in den Randländern des Indischen Ozeans, in Patagonien und in Mexiko. Seit der Kreide ist er in Europa und Indien bis zum Oligozän fossil bekannt, im Eozän auch aus Patagonien, im Oligozän

von Haiti. Anscheinend war er in Kreide und Tertiär von dem alten großen Mittelmeer ausgehend auch im Indik und Südatlantik heimisch und wanderte im Laufe der Zeit an verschiedenen Stellen in die Küstengewässer ein.

Suchen wir nun auch für die kontinentalen Prosobranchier eine Übersicht zu gewinnen, so zeigt sich, daß zunächst eine ganze Anzahl von Familien mehrfach vom Meere her in das Land eingedrungen ist. Dies gilt z. B. von den Neritiden, Littoriniden, Truncatelliden und Cerithiiden, in gewissem Sinne wohl auch von den Hydrobiiden und Bythiniden. Für die übrigen Familien geben wir zunächst eine Übersicht der Heimatgebiete.

Nordische Formen:

Paludiniden (Europa)
 Cyclophoriden (Palaearktis)
 Cyclophorinen (Osteuropa)
 Cyclotinen (Osteuropa)
 Pupininen (Osteuropa)
 Craspedopomatinen (Lusitanis)
 Pomatiasinen (Herzynis)
 Pterocyclinen (Angaris)
 Cyathopomatinen (Angaris)
 Alycaeinen (Angaris)
 Diplommatininen (Angaris)
 Realinen (Angaris)
 Aciculiden (Europa)
 Hydrobiiden (Holarktis)
 Assimineiden (Europa)
 Moitessieriden (Südeuropa)
 Baikaliiden (Angaris)
 Valvatiden (Nordatlantis)
 Melaniiden (Nordatlantis?).

Südliche Formen:

Heliciniden (Südamerika)
 Hydroceniden (Südatlantis)
 Cyclophoriden:
 Neocyclotinen (Südamerika)
 Geomelaniiden (Südamerika)
 Ampullariden (Afrika)
 Cylostomatiden (Südatlantis)
 Cyclotopsinen (Afrika)
 Cyclostomatinen (Afrika)
 Licininen (Südamerika)
 Cistulinen (Südamerika).

Über die Entwicklung der größeren Gruppen läßt sich hier natürlich nichts aussagen, da ja die Familien durchaus selbständig ins Süßwasser übergegangen sein müssen, wenn auch einige von ihnen engere Gruppen bilden.

Für die Schichten in den einzelnen Regionen erhalten wir folgende Verteilung:⁴⁴⁾

I. Australische Region.

4. Pliozän (v. Indien): Cyclophorinen N O, Cyclotinen P, Cyathopomatinen P, Pupininen, Diplommatininen O N?.
3. Senon (v. Südamerika): Helicininen H O.

⁴⁴⁾ Abkürzungen s. S. 60.

2. Zenoman (v. Südamerika): Hydroceniden N O; (v. Indien): Realiinen N O.
1. Jura (v. Indien): Melaniinen N O.

II. Neotropische Region.

4. Senon (v. Afrika): Neocyclotinen; (v. Meere): Geomelaniiden A.
3. Ob. Kreide (v. Australien): Realiinen.
2. Unt. Kreide (v. Afrika): Ampullariden, Licininen M A. Cistulinen.
1. Jura (v. Afrika): Melaniinen; (v. Meere): Helicininen, Proserpininen, Hydroceniden P.

III. Madagassische Region.

6. Pliozän (v. Afrika): Cyclophorinen K, Craspedopomatinen K, Cyathopomatinen: *Mychopoma* K.
5. Alttertiär (v. Afrika): Cyclostomatinen: *Lithidion*.
4. Senon (v. Afrika): Cyclostomatinen: *Tropidophora*.
3. Ob. Kreide (v. Indien): Cyathopomatinen: *Cyathopoma* S, Realiinen.
2. Zenoman (v. Afrika): Cyclotopsinen.
1. Jura (v. Afrika): Melaniinen.

IV. Aethiopische Region.

4. Pliozän (v. Europa): Craspedopomatinen †, Pomatiasinen W, Aciculiden; (v. Indien): Cyclophorinen, Pupininen W, Cyathopomatinen.
3. Mitteltertiär (v. Europa): Paludiniden.
2. Oberjura (v. Meere): Hydroceniden S, Ampullariden, Cyclotopsinen, Cyclostomatinen.
1. Unterjura (v. Europa): Melaniinen.

V. Orientalische u. Holarktische Region.

7. Pliozän (v. Südamerika): Helicininen N; (v. Afrika): Cyclostomatinen: *Otopoma* O, Ampullariden O; (v. Australien): Helicininen O P, Hydroceniden O P.
6. Miozän (v. Afrika): Hydroceniden P, Cyclostomatinen: *Otopoma* P.
5. Eozän (v. Meere): Moitessieriden P, Assimineiden P, Baicaliiden P, ? Aciculiden.
4. Senon (v. Afrika): Ampullariden P, Cyclostomatinen: *Cyclostoma* P, *Tudorella* P; (v. Madagaskar): Cyclotopsinen O.
3. Cenoman (v. Afrika): Cyclotopsinen P; (v. Meere): Cyclophoriden P O.
2. Unterkreide (v. Meere): Paludiniden P N O, ? Bythiniden P N O.
1. Lias (v. Meere): Valvatiden P N, Melaniinen P N O, Strepomatinen P †, N, ? Hydrobiiden P N.

Zur Ergänzung fügen wir auch hier den Regionaltafeln Formationstafeln bei, ebenso wie bei den Pulmonaten.

Jura.

Nordatlantis: Hydrobiiden, Valvatiden, Melaniinen.

Skandis: —

Angaris: —

Südatlantis: Heliciniden (W), Hydroceniden, Ampullariden, Cyclostomatiden, Melaniinen.

Lemuris: Melaniinen.

Australien: Melaniinen.

Untere Kreide.

Nordatlantis: s. Jura, dazu Paludiniden (O), ? Bythiniden, Strepomatinen.

Angaris: —

Südatlantis s. Jura.

Lemuris s. Jura.

Australien s. Jura.

Obere Kreide.

Nordatlantis: Paludiniden, Hydrobiiden, Bythiniden, Strepomatinen, Valvatiden.

Eurasien: Paludiniden, Cyclophoriden, Ampullariden (W), Cyclotopsinen, Cyclostomatinen, Hydrobiiden, Bythiniden, Valvatiden, Melaniinen.

Australien: Helicininen, Hydroceniden, Realiinen, Melaniinen

Ozeanis: Helicininen, Hydroceniden, Realiinen, Melaniinen.

Südamerika: Helicininen, Proserpininen, Hydroceniden, Neocyclotinen, Realiinen, Geomelaniiden, Ampullariden, Licininen, Cistulinen, Melaniinen.

Afrika: Hydroceniden, Ampullariden, Cyclotopsinen, Cyclostomatinen, Melaniinen.

Lemuris: Cyathopomatinen, Realiinen, Cyclotopsinen, Cyclostomatinen, Melaniinen.

Alttertiär.

Nordamerika s. Obere Kreide: Nordatlantis.

Europa: Paludiniden, Cyclophorinen, Cyclotinen, Pupininen, Craspedopomatiinen, Pomatiasinen, Ampullariden, Cyclotopsinen, Cyclostomatinen, Aciculiden, Hydrobiiden, Bythiniden, Assimineiden, Moitessieriden, Valvatiden, Melaniiden.

Asien: Paludiniden, Pterocyclinen, Cyathopomatinen, Alycaecinen, Diplommatininen, Realiinen, Hydrobiiden, Bythiniden, Baikaliden, Valvatiden, Melaniiden.

Südamerika s. Obere Kreide.

Afrika: s. Obere Kreide, dazu Paludiniden (am Ende).

Madagaskar s. Obere Kreide: Lemuris.

Australien u. Ozeanien s. Obere Kreide.

Jungtertiär.

Nordamerika: s. Obere Kreide, dazu Heliciniden, Melaniinen.

Europa: s. Alttertiär, dazu Hydroceniden, Realiinen.

Asien: s. Alttertiär, dazu Helicininen, Hydroceniden, Cyclophorinen, Cyclotinen, Pupininen.

Südamerika s. Obere Kreide.

Afrika: s. Alttertiär, dazu Cyclophorinen, Cyathopomatinen, Pupininen, Craspedopomatinen, Pomatiasinen, Aciculiden.

Madagaskar: s. Obere Kreide, dazu Cyclophorinen, Craspedopomatinen.

Australien u. Ozeanien: s. Obere Kreide, dazu Cyclophorinen, Cyclotinen, Cyathopomatinen, Pupininen, Diplommatininen.

Die Neritiden, Littoriniden und Truncatelliden lassen sich auch in diese Tafeln zur Zeit noch nicht gut einordnen.

III. LAMELLIBRANCHIATEN.

Unter den Lamellibranchiaten sind als Süßwasserformen besonders die Najaden wichtig, mit deren geographischer Geschichte sich zunächst v. Jhering⁴⁵⁾ eingehend beschäftigt hat. Späterhin hat ihre Systematik durch Simpson⁴⁶⁾ eine wesentliche Förderung erfahren, ohne daß aber dieses System durchaus befriedigend wäre. Er geht offenbar zu sehr von dem Standpunkte aus, Formen aus verschiedenen Gegenden auch für genetisch verschieden anzusehen. Vielleicht bringt uns eine Neubearbeitung des Systems für palaeogeographische Untersuchungen noch geeignetere Grundlagen. Erschwert werden solche zur Zeit hauptsächlich dadurch, daß die fossilen Formen in Simpsons System nicht berücksichtigt sind.

Schon im Karbon waren die Homomyarier in der Nordatlantis ins Brackwasser eingedrungen und sind hier durch die karbonisch-unterpermische Gattung *Anthracosia* vertreten, die aber zu den rezenten Najaden in keinem stammesgeschichtlichen Verhältnisse steht, vielmehr eine durchaus selbständige Anpassung an das kontinentale Leben darstellt. Ob sie auch in den anderen Kontinenten der damaligen Zeit durch verwandte Formen vertreten

⁴⁵⁾ H. v. Jhering: Über die Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. Nat. Ges. Leipzig 1874, S. 3—8; Jahrb. d. deutsch. Malakozoolog. Ges. 1874, S. 272. — Revision der von Spix in Brasilien gesammelten Najaden. Arch. f. Naturg. 1890, S. 117—170. — Die geographische Verbreitung der Flußmuscheln. Ausland 1890, S. 941—944, 968—973. — The geographical Distribution of the Freshwater Mussels. New Zealand Journ. Scienc. I, 1891, p. 151—154. — *Anodonta* und *Glabaris*. Zool. Anz. XIV, 1891, S. 474, 484; XV, 1892, S. 1—5. — Die Najaden von Sao Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasserfauna von Südamerika. Arch. f. Naturg. 1893, S. 45—140. — Über brasilianische Najaden. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Ges. XXXII, 1910, S. 113—140.

⁴⁶⁾ C. T. Simpson: The Classification and Geographical Distribution of the Pearly Freshwater Mussels. Proc. U. S. Nat. Mus. XVIII, 1896, p. 295—343. — Synopsis of the Najades or Pearly Freshwater Mussels. Ebend. XXII, 1900, p. 501—1044.

war, entzieht sich unserer Kenntnis. Die Najadiden scheinen nur bis zur Trias zurückzureichen. Aus der marinen *Cardinia* ging damals wahrscheinlich die brackische *Uniona* Europas hervor, aus der sich dann die eigentlichen Najadiden entwickelten. Schon im Lias dürften sie sich über alle Kontinente verbreitet haben, wo sie sich z. T. in selbständigen Familien weiter entwickelten. Zwei davon gehören in der Hauptsache der Südatlantis an. Von den Aetheriiden findet sich *Aetheria* in Afrika und Madagaskar, *Bartlettia* und *Mülleria* sind in Südamerika heimisch. Außerdem wird die letztere aus dem malaiischen Gebiete angegeben. Ganz auf die Südatlantis beschränkt sind die Muteliden. In teilweise zahlreichen Arten finden sich *Spatha*, *Mutela*, *Pleiodon* (*Iridina*), *Brazzaea*, *Chelidonopsis* im tropischen Afrika, *Mycetopoda*, *Glabaris*, *Leila*, *Fossula*, *Iheringella*, *Monocondylaea* in Süd- und Mittelamerika. Da sie hier ziemlich spärlich sind und auf Westindien ganz fehlen, sind sie wohl erst im Pliozän direkt von Südamerika aus hierher gelangt. Außerhalb der Südatlantis wird nur eine zweifelhafte Art von *Spatha* aus der oberen Kreide von Südfrankreich angegeben, die leicht hierher von Afrika aus gelangt sein könnte. Die Entwicklung beider Familien gehört nach dem oben Gesagten wohl sicher dem oberen Jura an, in dem die Südatlantis mit der Lemuris isoliert war. Eine Benutzung der ozeanischen Landbrücke durch *Mülleria* dürfte nicht wahrscheinlich sein, eher ist anzunehmen, daß diese Gattung über die Lemuris nach Vorderindien und später nach der Malais kam, vorausgesetzt, daß die Bestimmung der indonesischen Form überhaupt richtig ist. Da die Muteliden auf Madagaskar fehlen, sind sie wohl eher vom Westen und Norden der Südatlantis ausgegangen, die Aetheriiden wegen ihrer Verbreitung über Madagaskar und Indien eher vom Osten und Südosten.

Die Unioniden gehören ebenso entschieden der Holarktis an. Hier entwickelten sich zunächst die Hyrianen oder Endobranchier und zwar nach ihrer Verbreitung jedenfalls in der oberjurassischen Angaris. Von hier gelangte im Zenoman ein Teil über das westliche Nordamerika nach Südamerika und trieb dort den Zweig der Lamphorhampheen. Diese sind noch heute zumeist auf Südamerika beschränkt wie *Tetraplodon*, *Castalina*, *Castaliella*, *Callonaia*, *Hyria* und *Prisodon*, die sämtlich in der brasilianischen Unterregion heimisch sind. Nur *Diplodon* hat sich weiter verbreitet. *Diplodon* s. str. und *Cyclomya* haben auch das gemäßigte Südamerika erreicht, *Laevirostris* Westafrika, *Hyridella* Australien, Tasmanien, Neuguinea und Neuseeland. Die letztere Untergattung kann sich nur über die mittel- und oberkretazeische Ozeanis, erstere über die senone Südatlantis ausgebreitet haben.

In Asien entwickelten sich statt dessen die Rosanorhampheen, die ganz auf die alte Welt beschränkt sind. Dem Stammgebiete wohnen heute noch am nächsten *Ptychorhynchus* von Ostasien und Hainan und *Arconaia* von China. Auch von *Parreysia* und *Pseud-*

odon sind mehrere Untergattungen auf Ostasien beschränkt und die andern zumeist in Hinterindien und dem malaiischen Gebiete zu finden. In Hinterindien sind auch *Harmandia*, *Physunio*, *Trapezoidens* heimisch, in Vorderindien *Arcidopsis*, auf den Philippinen *Dallia*, die aber auch Borneo besiedelt hat, auf Borneo und Sumatra *Rectidens* und wahrscheinlich auch *Virgus* und *Ctenodesma*. Diese beiden treten dann auch nach einer Verbreitungslücke wieder in Melanesien auf, wohin sie nicht vor dem Pliozän gelangt sein können. *Parveysia* hat in ihrer typischen Untergattung auch Afrika erreicht, wo sie in den Tropen heimisch ist. Sie ist dabei sicher von Indien ausgegangen und im Pliozän eingedrungen. Dasselbe gilt auch von *Lamellidens*, deren typische Untergattung ihren Schwerpunkt in Hinterindien besitzt, während *Spathopsis* im Nordosten der äthiopischen Region lebt. Auch die Vorfahren der *Grandidieria* vom Tanganjikasee und der westafrikanischen *Pseudavicula* dürften von Indien hergekommen sein, wo deren nächste Verwandte noch heute heimisch sind. Endlich ist auch *Nodularia* zu erwähnen. Von deren Untergattungen sind *Lanceolaria* und *Cylindrica* ostasiatisch, *Radiatula* hinterindisch, also alle drei im Stammgebiete der Gruppe heimisch. Von hier muß auch *Nodularia* s. str. ausgegangen sein, da hier fast alle Arten heimisch sind, doch hat sie im Pliozän das papuanische Gebiet und Ostafrika in einer bez. drei Arten erreicht, beides offenbar von Indien aus. *Cafferia* gehört fast ganz dem Osten und Süden Afrikas an bis auf die *C. mandinguorum* von Westafrika, *Caelatura* dem tropischen Afrika nördlich des Sambesi-Ngamibeckens. Die eine Art *C. bagdadensis* der letzten Untergattung beweist, daß diese über Vorderasien, über das östliche Mittelmeergebiet nach Afrika gelangt ist, also weiter nördlich als *Nodularia*, *Grandidieria* und die andern Rosanorhamphen.

Die Unioninen leiten wir dann von der oberjurassischen Nordatlantis ab. Von ihnen sind die Digenen, Mesogenen, Ptychogenen, Eschatigenen und Diagenen ganz auf Nordamerika beschränkt und offenbar hier auch heimisch. Weitere Verbreitung haben die Homogenen und die Heterogenen erlangt, die beide später Asien erreichten, im Pliozän Mittelamerika und die letzteren auch Afrika. Der Schwerpunkt der Heterogenen liegt dabei auch entschieden in Amerika, auf das *Truncilla*, *Micromya*, *Medionidus*, *Nephronajas*, *Glebula*, *Plagiola* und die formenreiche *Lampsilis* beschränkt sind. *Lampsilis* drang im Pliozän nach Süden bis Guatemala vor, *Nephronajas* bis Kolumbien, *Plagiola* bis Venezuela. Die weitere Verbreitung ist dann offenbar über das Beringgebiet nach Asien erfolgt, denn die meisten anderen Gattungen gehören Ostasien und Südostasien an: *Lepidodesma* (Ostasien), *Cristaria* (Ostasien, Hinterindien), *Hyriopsis* (Ostasien bis Borneo), *Chamberlainia* (Hinterindien), *Pilsbryconcha* (Hinterindien, Sumatra, Java). Diese Ausbreitung könnte in der oberen Kreide erfolgt sein, da die Gruppe in Europa fehlt, kann auch *Pseudospatha* nur von Indien aus nach Ostafrika und dem Kongogebiete gelangt sein.

Nur von der europäischen Seite der Nordatlantis können die Homogenen ausgegangen sein, zu denen u. a. die großen Gattungen *Anodonta* und *Unio*, sowie *Margaritana* gehören. Alle drei konnten sich in der oberen Kreide und im Eozän leicht über die Nordatlantis nach Nordamerika ausbreiten, wo sie in zahlreichen Arten vertreten sind. Früh muß besonders *Unio* hierher gelangt sein, da bei ihm die altweltlichen und die amerikanischen Arten scharf geschieden sind. Die Untergattung *Lymnium* bewohnt Europa und Nordasien bis zur Lena, sowie Algerien. Letzteres wurde offenbar von Europa erst im Pliozän erreicht, wahrscheinlich über die sizilische Brücke. Auch nach Nordasien kann *Lymnium* erst im Miozän gekommen sein, da hier nur der auch in Europa überall verbreitete *U. pictorum* und der nord- und mitteleuropäische *U. tumidus* gefunden werden. Die meisten Arten sind in Osteuropa, Kleinasien und Syrien heimisch, so daß *Lymnium* hauptsächlich von hier ausgegangen zu sein scheint. *Lapidosus* ist ganz mediterran. Alle anderen Untergattungen sind amerikanisch, *Canthyria* auf den Osten, *Uniomorus* auf den Osten und die Mitte der Union beschränkt, wo auch *Elliptio* seine meisten Arten besitzt. Dazu kommen aber einige Arten, die über Mexiko bis Guatemala vorgedrungen sind. Dies ist ziemlich merkwürdig, weil die Untergattung im Westen der Union ganz fehlt. Sie muß hier mindestens im nördlichen Mexiko ursprünglich gelebt haben. Nach Süden hin schließt sich endlich *Micronajas* an, die bis Nicaragua vorgedrungen ist. Diese Einwanderung ist sicher erst ins Pliozän zu setzen.

Ein jüngerer Einwanderer in Nordamerika war wohl *Anodonta*, die nicht in so scharfe geographische Untergattungen zerfällt. Ihr Erscheinen in Nordamerika möchten wir etwa ins Alttertiär setzen. Sie hat sich hier aber viel weiter ausgebreitet als *Unio*, ist im Pliozän mit wenigen Arten bis Guatemala vorgedrungen und im Laufe des Tertiär auch über das Beringgebiet nach Ostasien. Darauf deutet besonders *U. beringiana*, die Ostsibirien und Alaska gemeinsam ist. In Ostasien und Hinterindien haben sich dann eine ganze Reihe weiterer Arten entwickelt. Andere Formen kamen im Miozän von Europa nach Nordasien, wie besonders *U. cygnea*, die ähnlich verbreitet ist wie die oben erwähnte *U. pictorum*.

Auch *Margaritana* ist weit verbreitet, selbst in der Art *M. margaritifera*. Diese findet sich in Nordamerika, in Ostasien und in Westeuropa von Spanien bis Skandinavien, fehlt aber in ganz Süd- und Osteuropa, sowie in Sibirien. Dies spricht einmal dafür, daß die Form sich erst spät ausgebreitet hat. Ihre Heimat müssen wir in Nordamerika suchen, von wo sie über die Beringis nach Ostasien, über die nordatlantische Brücke nach Westeuropa gelangen konnte, beides mindestens bis zum Pliozän. Im mittleren Gebiete der Union wird sie durch verwandte Arten ersetzt, eine weitere findet sich im Mittelmeergebiet, eine in Hinterindien. Die ganze Ausbreitung der Gattung dürfte kaum vor das Miozän anzusetzen sein.

An diese weitverbreiteten Gattungen schließen sich lokalere, in Nordamerika *Pleurobema*, *Hemilastena*, *Lastena*, *Areidens*, *Pegias*, *Anodontoides* vorwiegend in der mittleren Union, *Alasmidonta* und *Symphynota* auch in deren Osten, *Gonidea* im Westen, ferner *Colletopterum*, *Galillotia* und *Leguminaia* im Osten des Mediterrangebietes und *Solenaia* in Ostasien und Hinterindien. Letztere soll angeblich auch im Viktoriaflusse Australiens vorkommen, doch ist das ganz unsicher und nach der einstigen Verbreitung der Unioninen auch wenig wahrscheinlich. *Solenaia* stammt seiner Verbreitung und seinen Beziehungen nach von Nordamerika, und seine Vorfahren mögen mit *Anodonta* nach Asien gekommen sein. Die amerikanischen Gattungen werden wir neben *Unio* zu stellen haben und die ostmediterranen wohnen dem Stammgebiete der Gruppe ganz nahe, so daß wir sie als alte Bewohner ihrer jetzigen Heimat ansehen können.

Es bleiben nun noch die Tetrageeneen übrig, hauptsächlich die Gattung *Quadrula* umfassend. Diese enthält zunächst viele Arten hauptsächlich im mittleren Nordamerika, von wo sie im Pliozän bis Guatemala vorgedrungen ist. Dazu kommen die Untergattungen *Lamprotula* von Ostasien und Tonking und *Discomya* von Borneo. Da auch die verwandten Gattungen *Schistodesmus*, *Gibbosula* und *Cuneopsis* alle in China heimisch sind, so können die Tetrageeneen nur von Nordamerika ausgegangen sein und wie die Heterogeneen in der oberen Kreide über die Beringis nach Ostasien gelangt sein.

Neben den Unioniden und ihren Verwandten treten die andern Familien von Süßwassermuscheln bedeutend zurück, auch was ihre palaeogeographische Verwendbarkeit anlangt. Weit verbreitet sind die Sphäriiden und dies ist wohl auch schon im Alttertiär der Fall gewesen. Fehlen sie doch heute nur in den arktischen Gegenden und im südlichen Patagonien und wenn auch *Pisidium* nicht aus älteren als Eozänschichten bekannt ist, so reicht doch *Sphaerium* sicher bis in die untere Kreide zurück. Da beide Gattungen auch auf Neuseeland heimisch sind, müßten sie sogar bis in den Jura zurückreichen, wenn sie sich ausschließlich innerhalb der Kontinente verbreitet hätten. Doch ist diese Annahme nicht nötig. Es ist sogar wahrscheinlicher, daß die Sphaeriiden an verschiedenen Stellen selbständig ins Süßwasser übergegangen sind, da die verwandten Cyreniden seit dem Lias im Meere leben, vielleicht sogar schon seit dem Untersilur. Über die Heimat und Ausbreitung der Gruppe läßt sich daher nichts sagen.

Viel lokaler sind die Cardiiden mit *Didacna* im Süßwasser vertreten. Sie sind ganz entschieden erst im Miozän in Europa in die kontinentalen Gewässer übergetreten und das gleiche gilt für die Limnocardiiden mit *Adacna* und *Monodacna*. Die Anpassung dieser Formen an das Süßwasser scheint in dem sarmatischen Mittelmeere vor sich gegangen zu sein, das im Untermiozän mit dem Mittelmeer über das Rhonebecken zusammenhängend

im Obermiozän allmählich ausgesüßt wurde. Von ihm aus konnten sich die Muscheln dann weiterausbreiten. Auch die Dreißensiden sind erst im Obermiozän zum Leben im Süßwasser übergegangen. Sie finden sich jetzt in den in die Nordsee und die südliche Ostsee strömenden Flüssen und von der Donau bis zum Dnjepr. Auch ihre Entwicklung dürfte zu dem eben genannten Mittelmeere in Beziehung stehen und zwar zu seinem westlichen Teile, in Süddeutschland tritt *Dreissensia* doch auch im Mainzer Becken schon im Miozän auf.

Zum Schlusse stellen wir nun auch die Lamellibranchiaten des Süßwassers nach verschiedenen Gesichtspunkten übersichtlich zusammen, an erster Stelle nach ihrem Anpassungsgebiete an das kontinentale Leben.

Nordische Formen:

1. Anthracosiiden (Nordatlantis)
Uniona (Europa)
2. Rosanorhampheen (Angaris)
3. Heterogenen (Nearktis)
Homogenen (Europa)
Tetragenen (Nearktis)
4. Cardiiden (Sarmatisches Gebiet)
Limnocardiiden (Sarmatisches Gebiet)
Dreissensiden (Mitteleuropa).

Südliche Formen:

- Aetheriiden (östliche Süd-atlantis)
Muteliden (östliche u. nördliche Südatlantis)
Lamphorhampheen (Süd-amerika).

In der Entwicklung der Süßwassermuscheln hat also entschieden der Norden eine hervorragende Rolle gespielt. Aus dem Süden sind nur wenige und wenig verbreitete Familien hervorgegangen.

Für die Schichten in den einzelnen Regionen erhalten wir folgende Verteilung:⁴⁷⁾

I. Australische Region.

2. Pliozän (v. Indien): 2 Rosanorhampheen P.
1. Zenoman (v. Südamerika): 2 Lamphorhampheen N.

II. Neotropische Region.

4. Pliozän (v. Nordamerika): 3 Heterogenen (fast nur M), Homogenen, Tetragenen.
3. Zenoman (v. Asien — Nordamerika): 2 Hyrianen.
2. Oberjura (v. Afrika): 1 Aetheriiden.
1. Unterjura (v. Afrika): 1 Muteliden.

III. Madagassische Region.

1. Oberjura (v. Afrika): 1 Aetheriiden.

⁴⁷⁾ Abkürzungen s. S. 60.

IV. Aethiopische Region.

4. Pliozän (v. Europa): 2 Rosanorhampheen: *Caelatura*, *Cafferia*.
(v. Indien): 2 Rosanorhampheen: *Nodularia*, *Grandidieria*,
Parreysia, *Lamellidens*, *Pseudavicula*, 3 Heterogenen.
3. Senon (v. Südamerika): 2 Lamphorhampheen W.
2. Oberjura (v. Südamerika): 1 Muteliden.
1. Unterjura (v. Palaearktis): 1 Aetheriiden.

V. Orientalische u. Holarktische Region.

5. Jungtertiär (v. Afrika): 1 Aetheriiden.
4. Miozän (v. Meere): 4 Cardiiden P, Limnocardiiden P, Dreissensiden P.
3. Zenoman (v. Afrika): 1 Muteliden.
2. Trias (v. Meere): 1/3 Unioniden s. e. P N O.
1. Karbon (v. Meere): 1 Anthracosiiden P N.

Als Formationstafeln endlich erhalten wir die folgenden:

Karbon u. Perm.

Nordatlantis: 1 Anthracosiiden.
Angaris, Holonotis: —.

Trias.

Nordatlantis: 1 *Uniona* (O.)
Eurasien, Holonotis: —.

Jura u. Untere Kreide.

Nordatlantis: 2 Unioninen.
Skandis: 2 Unioniden.
Angaris: 2 Hyrianen.
Südatlantis: 1 Aetheriiden (O), Muteliden (W).
Lemuris: 1 Aetheriiden.
Australien: —.

Mittlere Kreide.

Nearktis: 3 Heterogenen, Tetragenen.
Eurasien: 1 Muteliden (W), 2 Rosanorhampheen (O), 3 Homogenen (W).
Australien: 2 Lamphorhampheen.
Ozeanis: 2 Lamphorhampheen.
Südamerika: 1 Aetheriiden, Muteliden, 2 Lamphorhampheen.
Afrika: 1 Aetheriiden, Muteliden.
Lemuris: 1 Aetheriiden.

Obere Kreide.

Nordatlantis: 2 Heterogenen, Homogenen: *Unio*, u. a., Tetragenen: *Quadrula*.

84 Dr. Th. Arldt: Zur Ausbreitung der Land- u. Süßwassermollusken.

Eurasien: 1 Muteliden (W), 2 Rosanorhampheen (O), 3 Heterogenen, Homogenen (W), Tetragenen: *Quadrula*. (O)
Australien u. Ozeanis: 2 Lamphorhampheen: *Diodon*.
Südatlantis: 1 Aetheriiden, Muteliden, 2 Lamphorhampheen.
Lemuris: 1 Aetheriiden.

Alttertiär.

Nordamerika: 3⁺ Heterogenen, Homogenen: *Unio*, *Anodonta* u. a., Tetragenen: *Quadrula*.
Europa: 3 Homogenen: *Unio*, *Anodonta*.
Asien: 2 Rosanorhampheen, 3 Heterogenen, Tetragenen.
Südamerika: 1 Aetheriiden, Muteliden, 2 Lamphorhampheen.
Afrika: 1 Aetheriiden, Muteliden, 2 Lamphorhampheen: *Lae-virostris*.
Madagaskar: 1 Aetheriiden.
Australien: 2 Lamphorhampheen: *Hyridella*.

Jungtertiär.

Nordamerika: 3 Heterogenen, Digenen, Mesogenen, Ptychogenen, Eschatigenen, Diagenen, Homogenen: *Unio*, *Anodonta*, *Margaritana* u. a., Tetragenen: *Quadrula*.
Europa: 3 Homogenen: *Unio*, *Anodonta*, *Margaritana*, 4 Cardiiden, Limnocardiiden, Dreissensiden.
Asien: 1 Aetheriiden, 2 Rosanorhampheen, 3 Heterogenen, Homogenen, Tetragenen.
Südamerika: 1 Aetheriiden, Muteliden, 2 Lamphorhampheen, 3 Heterogenen: *Lampsilis*, *Nephronajas*, *Plagiola*, Homogenen: *Unio*, *Anodonta*, Tetragenen: *Quadrula*.
Afrika: 1 Aetheriiden, Muteliden, 2 Lamphorhampheen: *Lae-virostris*.
Madagaskar: 1 Aetheriiden.
Australien: 2 Lamphorhampheen: *Hyridella*, Rosanorhampheen: *Nodularia*, *Virgus*, *Ctenodesma*.

Eine genauere Verteilung der einzelnen Gattungen wird vielleicht möglich sein, wenn die Systematik der Najadiden noch weiter bearbeitet sein wird und besonders, wenn dabei auch die fossilen Formen gebührende Berücksichtigung finden.

Die Gattung *Zodion* Latr.

Von

O. Kröber, Hamburg.

Unter allen Gattungen der *Myopini* nimmt *Zodion* eine Sonderstellung ein wegen des nur einmal, an der Basis geknieten Rüssels. Zur Zeit umfaßt die Gattung 40 Arten. Es sind kleine 3—10,5 mm messende Tiere, von vorherrschend mattgrauer Färbung; nur am

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [81A_4](#)

Autor(en)/Author(s): Arldt Theodor

Artikel/Article: [Zur Ausbreitung der Land- und Süßwassermollusken. 16-84](#)